Untersuchungen über Regeneration der Epidermis.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin.

Von

Paul Kassner

aus Berlin.

Tag der Promotion: 19. Januar 1910.

Untersuchungen über Regeneration der Epidermis.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin.

Von

Paul Kassner

aus Berlin.

MED. LUGD. BAT. BIBL.

Tag der Promotion: 19. Januar 1910.

Referenten:
Professor Dr. Schwendener
Professor Dr. Engler.

K. Hofbuchdruckerei Ungeheuer & Ulmer, Ludwigsburg.

Einleitung.

Die Frage nach der Regenerationsfähigkeit der pflanzlichen Gewebe ist in den letzten Jahren häufig diskutiert worden, wie u. a. dem Sammelreferat von Magnus in der Naturw. Wochenschrift N. F. V. Bd. No. 40, 1906 zu entnehmen ist. Weitere Angaben finden sich in Morgan-Moszkowski, Regeneration, Leipzig 1907. Neuerdings sind Goebel und Vöchting mit größeren Arbeiten hervorgetreten (Goebel, Einleitung i. d. experim. Morphologie, Leipzig 1908; Vöchting, Untersuchungen zur experim. Anatomie und Pathologie d. Pflanzenkörpers, Tübingen 1908).

Weitere spezielle Untersuchungen über die Wiederbildung von Epidermis an oberirdischen Teilen phanerogamer Gewächse fehlen. Wohl sind gelegentlich Beobachtungen gemacht worden, doch konnten diese darüber nicht entscheiden, ob das physiologisch so bedeutungsvolle Hautgewebe ebenso schnell und vollkommen regeneriert werden kann wie das tierische Epithel. Auch mangelt es an Angaben über die Verbreitung dieser Erscheinungen noch sehr, wenn man mit Beyerinck[1]) unter Regeneration die Gewebereaktionen versteht, die eine Wiederherstellung des Weggenommenen von der Wundfläche aus bewirken.

Die folgenden Erörterungen sollen versuchen, einen Beitrag zu der obigen Frage zu liefern.

Küster[2]) berichtet, daß bei höheren Pflanzen Regenerationsvorgänge der einfachsten Art, nämlich, daß unmittelbar aus dem verwundeten Gewebe Epidermis rekonstruiert wird, selten seien. Einigermaßen vergleichbar seien die von Miehe[3]) an *Tradescantia virginica* beobachteten Heilungs- und Regenerationsvorgänge, bei denen gelegentlich einzelne Zellen das Lumen der toten Nachbarelemente lückenlos ausfüllen. Die Epidermis werde nur in ganz wenigen eigentümlichen Fällen wiedergebildet, deren Kenntnis wir Schwarz[4]) verdanken. Bei physiologischen Blattdurchbrechungen,

---

[1]) Vergl. d. Ref. i. Bot. Centralblatt 1883, XVI. S. 232.

[2]) Küster, 1903. Patholog. Pflanzenanatomie. Jena. Fischer.

[3]) Miehe, 1901. Über d. Wanderungen des pfl. Zellkerns. Flora 88. S. 131 ff.

[4]) Schwarz, F. Über Entstehg. d. Löcher u. Einbuchtungen a. d. Blatte von *Philodendron pertusum*. Wiener Akad. Bd. 77.

Eichler. Zur Entwickelungsgesch. d. Palmblätter. Akad. d. Wiss. Berlin 1885.

wie sie bei Blättern von Tropengewächsen (*Philodendron pertusum, Aponogeton fenestralis)* als ein offenbar normaler biologisch bedeutsamer Vorgang sich zeigen, wird am Wundrand ein Gewebe gebildet, das mit der Epidermis übereinstimmt.[5])

Die Versuche Tittmanns[6]) mit Blättern, die zum Teil von der Epidermis entblößt waren, verliefen resultatlos. Dieser Autor kommt dann zu dem Schluß, daß eine Regeneration der Epidermis „normaliter" nicht zu erwarten sei. Im Freien trockneten seine Versuchsobjekte ein oder bildeten Kork. Im feuchten Raume entstand an allen Blättern das gleiche Gewebe, jedoch durch Vermittelung einer callösen Wucherung.

Nach Massart[7]) regenerieren die Blätter von *Lysimachia vulgaris*, wenn sie in sehr jugendlichem Zustande verwundet werden, normale Epidermis, der auch Haare nicht fehlen.

Aus den Darlegungen Lopriores,[8]) der vollständige Regeneration der gespaltenen Stammspitzen bei *Helianthus*, *Vitis*, *Acer*, *Ampelopsis*, *Glycine*, *Amygdalus*, *Hedera*, *Nerium*, *Salix* beobachtet hat, geht leider nicht hervor, wie weit die Ausheilung nach dem basalen Ende der Wundfläche hin vorschritt, bezw. wie tief sie ansetzte. Er teilt mit, daß die Regenerationsfähigkeit der verletzten Gewebe von der meristematischen Stammspitze nach unten und im unteren Teile von den Seiten nach der Mitte zu abnimmt, und daß mit der Regenerationsfähigkeit auch die Regelmäßigkeit der Gewebebildung zurückgeht, so daß, während die der Wunde benachbarten Zellen am unteren Teile oft absterben und durch einen unregelmäßigen Kork ersetzt werden, die Epidermis sich allmählich im oberen Teil regeneriert und Haare, Borsten und Spaltöffnungen erzeugt. Lopriore gibt an, daß bei der japanischen Rebenvarietät „Yeddo" sich auf den durch den Schnitt erhaltenen Spaltsprossen eine Narbe aufwärts zog, die sich 2—3 Internodien weit verfolgen ließ, dann aber plötzlich aufhörte. Unmittelbar über dem basalen Teile der Wunde scheint also Regeneration meist auszubleiben. Erst in der Nähe von Wachstumscheiteln tritt sie auf. Das fanden auch

---

[5]) Vergl. auch Trécul Ann. d. sciences nat. 4. S. 1854. Note sur la formation des perforations que présentent les feuilles de quelques Aroidées. T. untersucht *Monstera repens.* u. M. Adansoni.

[6]) Tittmann, Beobachtungen üb. Bildung u. Regeneration d. Periderms. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30. S. 127.

[7]) Massart. La cicatrisat. chez le vég. Mém. cour. et autres mém. par l'Acad. royale de Belgique. 1898. T. 57. S. 29, 54 bezw. Recueil de l'Inst. bot. (Univ. de Bruxelles) 1908. T. III. S. 427. 454.

[8]) Lopriore. Üb. d. Regenerat. gespalt. Stammspitzen. Ber. d. dtsch. bot. Ges. 1895. XIII. S. 410. Reg. von Stämmen u. Wurzeln infolge traumatischer Einwirkg. (Abdr. a. d. Résult. sc. du Congrès internat. de Bot. Wien. 1905. S. 242.)

Kny[9]) und Peters[10]) bei *Helianthus*. War der Spaltschnitt vor Anlage der Köpfchen ausgeführt worden, so bildeten sich normale Gewebe und Organe, später regenerierten nur Zungenblüten und die obersten Deckblätter. Die unmittelbar tiefer liegenden Gewebe versagten. Zu denselben Ergebnissen kam auch ich bei dieser Pflanze.

Mein Hauptinteresse lag in der Frage, ob im Sinne von Beyerincks Definition direkt über der Wundfläche neue Epidermis sich bilden könne. Daß embryonale Gewebe auch nach Verwundungen sich normal weiterdifferenzieren können, ist bereits festgestellt. Es kommt also darauf an, ältere Gewebe zu untersuchen.

Erscheinungen, die physiologisch als mehr oder minder gleichwertig mit einer Epidermisbildung zu bezeichnen sind, soweit die Funktion als Hautgewebe im Sinne Haberlandts[11]) in Betracht kommt, sollen gleichfalls Beachtung finden.

Als die vorliegenden Untersuchungen schon zu den ersten Resultaten vorgeschritten waren, erschien die oben zitierte Arbeit von Vöchting über Kohlrabi. Er stellte Regeneration der Epidermis an Knollen und Blättern fest. Vöchting erwartet von weiteren Arbeiten Aufschluß darüber, ob diese Regenerationstatsachen weit verbreitet sind.

Allgemeines über die Versuchsanstellung.

Da es meine Absicht war, allgemein gültige Resultate zu erzielen, so erstreckte sich die Auswahl über eine ganze Reihe von Familien, die im System zum Teil weit voneinander entfernt stehen. Sie wurden zu allen Jahreszeiten an Freilandpflanzen wie an Gewächshausexemplaren, an wildwachsenden und an eigens zu Versuchszwecken gezogenen, an Landpflanzen und an submersen untersucht. Um den Bericht darüber abzukürzen, sollen nur die interessanteren und für die Regeneration wesentlichen Ergebnisse mitgeteilt werden, während z. B. die meisten negativen Resultate unerwähnt bleiben. Gerade sie waren indirekt von Bedeutung, da sie Hinweise zu Variationen der Versuchsanordnung gaben.

Im allgemeinen wurden die Schnitte mit guten, scharfgeschliffenen Hohlklingen so ausgeführt, daß die Sproßspitzen median aufgespalten wurden. Es hatte sich herausgestellt, daß das Messer

---

[9]) Kny. Über künstliche Spaltung der Blütenköpfe v. Hel. ann. 1905. Naturw. Wochenschr. N. F. IV. Nr. 47.

[10]) Peters. Beiträge z. Kenntn. d. Wundheilung bei Hel. ann. u. Polyg. cuspidat. 1897. Diss. Rostock.

[11]) Haberlandt. Physiol. Pflanzenanat. 1904. Leipzig. S. 94.

eine gute Führung erhielt, wenn man kleine Knospen zwischen die Kuppen von Daumen und Zeigefinger der linken Hand leise drückte und das Messer mit der rechten in den so gebildeten spitzen Winkel einführte. Auf diese Weise erhält man nur Längsschnitte, aber, wie auch Vöchting gefunden hat, ist nur bei solchen Regeneration zu erwarten. Um Quetschungen möglichst zu vermindern, wurde die Schneide „durchgezogen". Ein zu langsames Tempo könnte andererseits Zerrungen ergeben, die ebenso zu vermeiden sind.

Kleine Wunden heilen natürlich im allgemeinen besser als große, doch hat man nicht nötig, wie Küster will, auf die von minierenden Insekten herrührenden Wunden zurückzugreifen, da man auch mit dem Messer genügend kleine Wunden erhält.

Sehr wesentlich ist die Berücksichtigung der meteorologischen Bedingungen zur Zeit der Verwundung. Geradezu entscheidend ist der Feuchtigkeitsgehalt und die Bewegung der Luft. So gingen im ersten Frühjahr 1909 in regenlosen und windigen Tagen die meisten angeschnittenen Knospen sofort ein, die anderen entwickelten nur kümmerliche Blattstümpfe mit verkorkten Rändern. Ähnlich wirkte größere Tageswärme in den Sommermonaten. Daß gute Markierung der operierten Organe durch farbige Bänder, Tuschzeichen, Stäbchen und dergl. notwendig ist, sei deshalb erwähnt, weil es in vielen Fällen nahezu unmöglich ist, die Stellen wiederzufinden, wie u. a. auch Vöchting erfahren hat. Soweit erforderlich, wurden Parallelversuche mit Kontrollpflanzen angesetzt.

Von besonderen Vorkehrungen sind Operationen mit dem Skalpell, der lanzettförmigen Nadel und verschieden gestalteten Glasscherben zum Abschaben und Ritzen zu nennen. Ferner wurden, wie weiter unten beschrieben, Öle, Balsame und Glyzerin zur Wundbehandlung verwendet, Stimulantien in Wasserkulturen, Veränderungen der Temperatur, der Transpiration und der Beleuchtung. Mehrfach wurden die Wundhälften unmittelbar nach dem Schneiden wieder zusammengelegt, was bei Koniferen durch den Harzgehalt sehr erleichtert wurde. Einige Versuche an Wasserpflanzen veranlaßten dazu, diese Verwundungen teils über, teils unter Wasser vorzunehmen, ohne indes Abweichungen zu erzielen, denn es bildete sich stets Kork.

Die Versuche wurden im Garten des Pflanzen-physiologischen Institutes der Universität Berlin, in dessen Warm- und Kalthause, in den Anlagen der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin und, soweit insbesondere ausländische Pflanzen verwendet wurden, in dem Königlichen Botanischen Garten zu Dahlem vorgenommen.

Sämereien wurden von der Firma Liebau & Co., Berlin, S. W., Königgrätzerstraße 27, bezogen.

I. Waldbäume.

Quercus palustris.

Überraschend schöne Resultate wurden an einigen unserer Waldbäume erzielt. Die Versuche wurden alle gleichzeitig im Jahre 1909 angestellt. Am 4. Mai fanden die Operationen statt, am 6. August, also ein Vierteljahr später, wurde geerntet. Der späte Termin des Schneidens erklärt sich aus der ungünstigen Witterung des Frühjahrs, wodurch die Gesamtvegetation um 3—4 Wochen zurückgeblieben war. Die gefürchteten Maifröste, die den jungen, stark verletzten Knospen unbedingt hätten gefährlich werden müssen, blieben aus. Endlich unterstützte die häufig kühle, vor allem aber feuchte Witterung sicherlich den guten Verlauf der Experimente. Ich erinnere nur an die Regenperiode des Juli.

Da naturgemäß mit so günstigen Umständen nicht von vornherein zu rechnen war, wurde bei der Wahl der Objekte möglichste Vorsicht geübt. Die betreffenden Exemplare stehen im System des Botanischen Gartens zu Dahlem in der Nähe der Abteilungen für Wasserpflanzen, genießen also die Vorzüge des größeren Feuchtigkeitsgehaltes der Luft, so daß die Gefahr des Vertrocknens geringer ist. Um die Wunden der Insolation möglichst zu entziehen, wurden nur Pflanzen auf der Nordseite von Gebüsch verwendet. Endlich nahm ich Zweige in $^1/_2$—$1^1/_2$ m Entfernung vom Erdboden, der mit genügend feucht gehaltenem Rasen bedeckt war, die sich nach dem Inneren des Buschwerkes erstreckten. Kontrollversuche an trockenen Standorten und weniger günstigen Stellen derselben Exemplare nahmen einen unbefriedigenden Verlauf. Zur Zeit der Verwundungen waren die Knospen erst eben aus den Hüllen hervorgebrochen, bezw. suchte ich nur solche aus, um sicher zu sein, lebenskräftige und wachstumsfreudige zu treffen. Die Schnitte, mit der Hohlklinge ausgeführt, halbierten die Knospen der Länge nach und lagen in einer senkrechten Ebene. Es war der Wunsch, die Blattbasen, die bekanntlich bei den meisten Blättern am längsten meristematisch bleiben, zu lädieren. Bei den im August eingesammelten Blättern erkannte man an den unregelmäßigen Blattumrissen sofort die Wunden. Es fiel aber auf, daß auch sie, wie der normale Blattrand im durchscheinenden Licht jenen hellen Saum makroskopisch zeigten, der durch die farblosen, überaus starken Bastbelege der Randnerven bedingt ist. Die Lupenbetrachtung machte die Vermutung fast zur Gewißheit, daß Regeneration eingetreten sei. Es wurden nun Stücke des normalen und des verwundeten Blattrandes in Chloralhydrat von der Zusammensetzung 8:5 einige Minuten gekocht, um die Nervatur genau verfolgen zu können.

Die mit dem Zeichenapparat entworfenen Abbildungen 1 und 2 stellen zwei Krümmungsstellen des Blattrandes dar.[12]) Das normale Blatt der Eiche ist im Inneren der Einbuchtung besonders

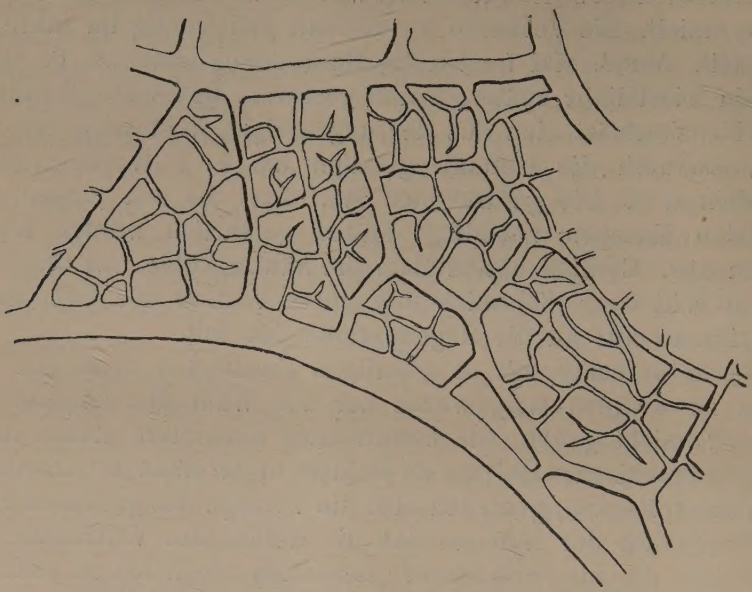

Fig. 1. Vergr. 38.

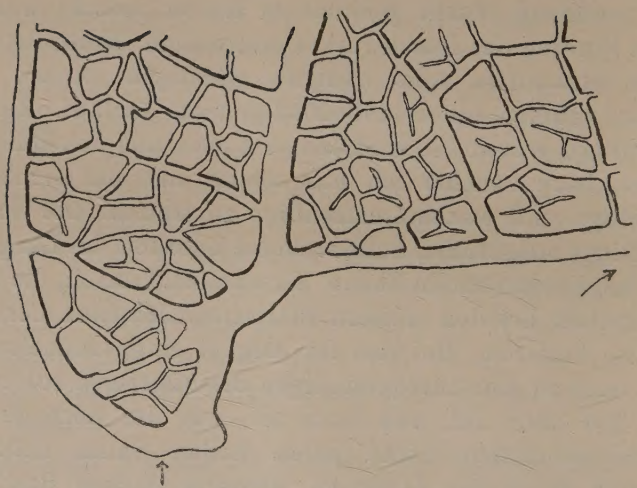

Fig. 2. Vergr. 38.

gut gesäumt; der Randnerv ist merkbar verdickt, und die Gefäßbündelanastomosen, die als Querträger dienen, sind zahlreich und

[12]) Vergl. Haberlandt, a. a. O. S. 175 f.

gedrungen. Zur Ergänzung füge ich hinzu, daß eine festgebaute Epidermis die Blattflächen und auch die Randbündel überzieht.[13])

Wie Fig. 2 zeigt, stimmt der regenerierte Blattrand mit dem normalen gut überein. Die Übergangsstelle ist besonders verstärkt, ebenso die Anastomosen, die zur Versteifung des Gefäßbündels am Blattrand dienen. Offenbar sind schwache Nerven nachträglich verdickt worden.

So sicher schon ein Vergleich des verletzten Blattrandes mit dem normalen in der Flächenansicht die volle Regeneration erwarten läßt, so beweist doch erst der Querschnitt diese Tatsache.

Das unverletzte Gewebe des Blattes ist an der Peripherie verdickt infolge der Einlagerung des Leitbündels. Die Epidermiszellen sind im Gegensatz zu denen der übrigen Spreitenteile, wo sie doppelt so breit als hoch sind, isodiametrisch. Ihre Außenwand ist stärker verdickt, und auch die radialen Wände erscheinen versteift. Eine kräftige Cuticula bedeckt die Oberhautzellen. Darunter

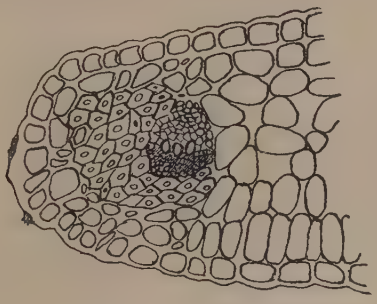

Fig. 3. Vergr. 450.

liegt eine Reihe parenchymatischer Zellen von derselben Größe, gleichfalls chlorophyllfrei, die mehr oder minder den Charakter des Kollenchyms angenommen haben. Nun folgt das Leitbündel, das als solches wegen der enormen Ausbildung der Bastsichel kaum noch zu erkennen ist; denn 3—4 Reihen äußerst kräftiger Bastzellen umschließen von drei Seiten das Mestom. An der Krümmung der Sichel zählt man sogar 6—7 solcher Reihen. So der normale Zustand.[14])

Der regenerierte Blattrand stimmt mit diesem Befunde im günstigsten Falle fast vollständig überein (Fig. 3). Immer ist die Cuticula nachweisbar, so daß hier eine typische Regeneration vorliegt. Die geringen Abweichungen bestehen in noch größerer Verstärkung der

[13]) Vergl. Solereder, Syst. Anat. d. Dikotyl. Stuttgart. 1899. S. 890

[14]) Vergl. Solereder, a. a. O. Ergänzungsband 1908. S. 308 und die dort angezogene Literatur, bes. Schott.

äußeren Epidermiswände und kleinen Schwankungen in der Größe der Zellumina. Der kollenchymatische Ring ist dementsprechend auch unregelmäßig, ja es drängt sich manchmal sogar eine Bastzelle mit noch wenig verdickten Wänden ein. Die Dicke des Bastbelages schwankt, je nach der Lage der nicht verwundeten Nerven. in engen Grenzen. Die Zellen sind in Größe und Lumen untereinander in geringem Grade verschieden. Die Mestomplatte ist oft weiter ausgedehnt und reich an größeren Gefäßen. Endlich findet man auf der Cuticula meist kleine Reste der abgestorbenen Zellen.

Deutlicher sind die Spuren des Eingriffes wahrzunehmen, wenn der Inhalt einzelner Epidermiszellen gebräunt ist und die Außenwand über drei bis vier benachbarte bis zur Dicke der Zellen selbst verstärkt ist. In solchen Fällen fand ich in nächster Nähe des regenerierten Bündels gewöhnlich ein unverletztes. Es kam sogar vor, daß mehrere Nachbarzellen vollständig verquollen waren und nur sehr undeutlich ihre ehemaligen Konturen ahnen ließen. Dann war das Lumen der Bastzellen gleichfalls nahezu verschwunden.

So schön der Blattrand regenerierte, selbst an der Spitze, so wenig waren Erfolge am Blattstiel zu erzielen. Die Wunden waren nicht sehr tief. Da das Messer längs des Stieles herabglitt, so nahm es nur Epidermis und Rindenparenchym fort, fand aber an den starken Bastbelägen zu großen Widerstand. Andere Pflanzen, die weiter unten beschrieben werden, regenerierten bei tieferen Verletzungen, die den Gefäßen gefährlich werden konnten, ihre Epidermis. Da aber die Länge des Blattstieles für diese Pflanze vielleicht keine allzu große Bedeutung hat, begnügt sie sich mit einer Korkschicht auf der oberflächlichen Wunde. Überdies war sie durch die Bastzellen vom Nahrungsstrom der Gefäße getrennt, so daß schwerlich ausreichend Baustoffe zur Verfügung standen. Es ist zu vermuten, daß Verletzungen, die vitale Partien treffen, ebenso wie auf der Blattspreite Regenerationserscheinungen auslösen werden.

Ulmus campestris.

(var. *Koopmannii*) Turkestan.

Die Blätter von *Ulmus* waren zufällig nicht am Rande verletzt worden, sondern in der Fläche auf einige Millimeter Länge aufgeschlitzt, parallel zu den von der Hauptrippe abzweigenden Nerven und zwischen ihnen, in nahezu gleicher Entfernung von der Basis und der Spitze. Die Wunden hatten also mit Sicherheit bereits hochdifferenzierte Gewebe getroffen. Ob das Gesamtwachstum der

Blätter gelitten hatte, konnte nicht festgestellt werden, da ja auch die unlädierten recht verschiedene Größen aufweisen. Die Form hatte jedenfalls nicht im geringsten gelitten, auch fehlten Wellungen der Fläche vollständig. Kleinere Schnitte von 1—3 mm Länge konnten erst nach längerem Suchen rekognosziert werden. Sie waren gänzlich zugeheilt. Größere klafften nur in der Mitte noch etwas auseinander, und die längsten von fast 10 mm waren an den Enden wenigstens verwachsen.

Wie früher beschrieben, wurden Flächenstücke mit Wunden in Chloralhydrat aufgehellt. Die Regeneration der Epidermis war schon jetzt zu erkennen, sowohl an den Verwachsungsstellen, wie an den freien Rändern. Eigenartig erschienen bei schwacher Vergrößerung Längsfaltungen der Oberhaut, die ihr ein runzeliges Aussehen gaben. Die Dimensionen der Epidermiszellen waren kaum verändert, höchstens war in der Schnittrichtung eine geringe Streckung zu beobachten.[15]) Das normale Blatt trägt verstreut über den Gefäßbündeln und am Rande kurze, stachelartige Haare. Diese Gebilde konstatierte ich auch auf dem Regenerate (Fig. 4). Zwar traten sie spärlicher auf, waren aber wohlgebildet. Diese Tatsache beweist ohne weitere Untersuchung den völligen Ersatz der Epidermis. Doch bietet diese unter dem Mikroskop recht interessante Einzelheiten dar, die ich mitteilen möchte.

In der Beschreibung sind zwei Fälle zu unterscheiden: das Verhalten der Epidermis an den Verwachsungsstellen und das an dem freiklaffenden Spalt.

An den Verwachsungszonen zeigten die Querschnitte regelmäßig vollständige Epidermis sowohl auf der Oberseite des Blattes wie unten. Allerdings senkten sich die Oberhäute je nach der Breite des zugewachsenen Spaltes mehr oder minder tief ein, bildeten also auf beiden Blattseiten allmählich nach der offen gebliebenen Schnittwunde zu konvergierende Rillen. Dementsprechend war der Raum für die Entwickelung eines Wundgewebes zwischen den Epidermen verschieden groß, und das bedingte wiederum Variationen der Zellgestaltung, die aber hier als unwesentlich unberücksichtigt bleiben sollen.

Die normale Epidermis der Oberseite ist im allgemeinen von verschiedener Dicke, da die einzelnen Zellen sehr in der Größe, besonders in der Tiefenausdehnung wechseln. Manche unter ihnen nehmen im Querschnitt die sechs- und achtfache Fläche der klein-

---

[15]) Vergl. Solereder, a. a. O. 1899. S. 860.
Priemer. Anat. Verh. d. Laubbl. d. Ulmac. i. Engler. bot. Jahrb. XVII. 1893. S. 419 ff.

sten ein. Die Grenzlinie des Palissadengewebes erscheint daher wellenförmig. Die untere Epidermis ist gleichmäßig kleinzellig.

Von dem Mesophyll hebt sich die Wundstelle durch den Mangel an chlorophyllführenden Zellen scharf ab. Ein sehr ungleichförmig gebildetes, callöses Gewebe hat die Brücke hergestellt. In der Höhe des Palissadengewebes besteht es aus kleinen Zellen, deren tangentiale Wände wohl dem stärksten Zuge durch Verdickung angepaßt sind, die sogar zur Ausgestaltung eines kräftigen Gurtes führen kann (Fig. 4). Dagegen ist der Raum im Schwammparenchym durch großlumige Zellen ausgefüllt. Die regenerierte Epidermis weicht in wesentlichen Verhältnissen durchaus nicht von der normalen ab. Die neue Cuticula schließt sich der alten auf beiden Seiten glatt an.

Ist die Einschnürung der Unter- und Oberhaut des Blattes beträchtlich, beträgt das Wundgewebe z. B. im Querschnitt nur $^1/_2$ oder $^1/_3$ der Blattdicke, dann fällt der oben beschriebene Unter-

Fig. 4. Vergr. 300.

schied fort; die Zellen sind meist klein und weisen kollenchymatische Verdickungen auf. An einer solchen Stelle fand sich auch ein gut entwickeltes Haar auf der neuen Epidermis. Die Ansatzpunkte des Regenerates waren gänzlich verwischt, nur an der plötzlichen Umbiegung der Epidermis waren sie zu erkennen. Reste der abgeschnittenen Zellen fehlten gleichfalls.

Es bleibt noch übrig, den zweiten Fall, die Herstellung eines Blattrandes an den beiden Seiten des freien Spaltes, zu untersuchen. Der unverletzte Rand ist im Querschnitt betrachtet, halbkreisförmig. An der Übergangsstelle des Schwamm- und Palissadengewebes ist analog derselbe Linienverlauf zu sehen. Die Epidermiszellen sind radienartig über diese Chlorophyllzellen gezogen, ihre Außenwände sind an der Stelle stärkster Krümmung am kräftigsten entwickelt.

Am regenerierten Wundrande ist wiederum der Befund verschieden, je nachdem das Messer ein Gefäßbündel oder Blattparenchym getroffen hatte.

Im zweiten Fall war der Blattrand beinahe so schön gestaltet wie gewöhnlich, nur traten da die Kanten der Schnittflächen hervor, wo sonst eine Rundung zu sehen ist. Der Übergang vom Palissadengewebe zum Schwammgewebe war naturgemäß nicht so vollkommen abgestuft wie sonst; die Epidermiszellen differierten stärker in der Größe, doch war die strahlige Anordnung um den Mittelpunkt der Randkrümmung schon angedeutet. Die Außenwände zeichneten sich durch Verdickungen aus. Auf die abnormale Entstehung ließ besonders das Auftreten von einer Reihe Kollenchymzellen zwischen dem Regenerate und dem Mesophyll schließen.

War endlich ein Nerv lädiert, so hatte sich, selbst wenn die Wunde die Länge seines Durchmessers hatte, überall Epidermis regeneriert.

Wie bei dem weiter unten beschriebenen *Osteospermum* zwischen das Mestom und die Wundpartie ein Kollenchymstrang sich als Vermittler der Nahrungszufuhr eingelegt hatte, so war hier bei Ulmus der ganze leitende Teil mit demselben Gewebe nach der Wundstelle hin umgeben, also unter Umständen auf dem halben Umfang. Die Einzelheiten stimmen mit den früher dargestellten überein. Über die ganze Schnittstelle hatte sich eine im Linienverlauf unregelmäßige Epidermis mit zusammenhängender Cuticula gebildet.

Demnach ist in *Ulmus* ein gutes Objekt für Regenerationserscheinungen zu erblicken.

Populus tremula.

Die verwundeten Blätter von *Populus tremula* waren zur gewöhnlichen Größe herangewachsen. Verletzungen fanden sich sowohl an der Spitze, wie an den Seiten der Blattspreite. Der Randlinienverlauf war besonders glatt, so daß man glauben konnte, die Organe seien vor kurzem erst, also nach voller Entwicklung durch Schnitte geteilt worden. Bei genauerer Betrachtung mit bloßem Auge sah man, daß der regenerierte und der normale Blattrand[16]) in der Durchbildung nicht unbeträchtlich voneinander abwichen. Die unverletzte Randpartie weist ein starkes Leitbündel auf, das ungefähr parallel zur Blattkontur in schwachen Knickungen verläuft und dabei Abstände von 0,10—0,57 mm innehält. Ununterbrochen umzieht ein zweites schwächeres im gleichbleibenden Abstand von 0,10 mm den Blattsaum. Beide gehen an einigen Stellen ineinander über. Außerhalb des dünneren, farblosen Leitstranges

[16]) Vergl. Solereder, a. a. O. 1899. S. 896.

liegt ein gleichmäßig heller, chlorophyllarmer Saum, unmerklich heller als das Grundgewebe.

Das Fehlen dieses Randläppchens charakterisiert sofort das regenerierte Blatt. Die neue Festigung des Randes ist durch Verstärkung der dem Wundrande zunächst liegenden kleinen und kleinsten Bündel und durch Neubildung eines unmittelbar der Schnittstelle anliegenden dunkleren Gewebes gesichert. In der Oberflächenansicht des Blattes erkennt man, daß die Epidermis sich über dieses Wundgewebe hinüberzieht, und zwar sind ihre Zellen am Rande etwas schmäler, aber doppelt so lang als die über dem Mittelteil des Blattes. Sie liegen alle parallel zueinander und zum Rande, so daß eine rillige Oberfläche entsteht. Diese Anordnung und Zellenform entspricht durchaus der normalen Blattepidermis. Im übrigen erscheint die ganze Wundpartie vollständig regelmäßig, wenn man von gelegentlichen punktförmigen Bräunungen der Schnittlinie absieht.

Querschnitte durch gesunde und verletzte peripherische Gewebe zeigen endgültig, daß die Regeneration sehr gut verläuft.

Der oben erwähnte Saumlappen erreicht normal nur $^2/_3$ der Blattdicke. Seine Epidermis ist an der Außenseite ungewöhnlich verdickt, während die Zellumina kleiner werden. Die Mitte der Randpartie erfüllt kräftiges Kollenchym, das von den Gefäßen durch wenige chlorophyllführende Parenchymzellen getrennt ist. Das Kollenchym zieht sich noch in einer Schicht bis über das Leitbündel hin. Dessen Bastbelege sind gut entwickelt. Dem regenerierten Rande fehlt die eigentümliche Verschmälerung im Querschnitt. Die Leitbündel sind in wechselnder Entfernung vom Rande zu suchen, daher ist das grüne Gewebe oft reich vertreten. Ihm vorgelagert findet sich regeneriertes Kollenchym, dessen Elemente allerdings Unregelmäßigkeiten in Größe und Anordnung aufweisen. Hin und wieder ist sogar ein Leitbündel in ihm anzutreffen und eingesprengt ein paar Chlorophyllzellen. Die Epidermis ist ebenfalls ungleich, aber überaus kräftig gebildet. Wie bei *Quercus* verschwindet auch bei *Populus* infolge der Verquellung der Wände das Lumen mehrfach. Die in der Richtung der Blattflächen liegenden Seitenwände der Epidermis sind stark verdickt. Auf der Cuticula befinden sich manchmal noch eingetrocknete Reste der zugrunde gegangenen Zellen.

Wenn der Wundschnitt zufällig in etwa 0,10 mm Entfernung von einem größeren Gefäßbündel das Blatt getroffen hatte, war die Regeneration aller Gewebe am besten gelungen. Dann war die Anlage eines Saumlappens unverkennbar, so daß auch die Umrißlinie wieder deutlich auftrat. In diesem Falle waren die Lage-

bedingungen des Gefäßbündels wie im normalen Blatte gegeben und daher die Wundreaktion sehr schön. Durchquerte das Messer Gefäße, die senkrecht auf die Klinge zuliefen, so fanden sie sich später verschlossen, und vor ihnen hatte sich Kollenchym mit Zellen von Epidermis-Charakter gebildet. Nirgends war Kork an dem ganzen Material zu entdecken.

Die Regeneration bei *Populus*-Blättern ist als eine besonders gute zu bezeichnen.

Carya glabra.

Diese Juglandacee regenerierte in ähnlicher Weise wie *Quercus*, *Populus*, *Ulmus*, doch trat hier eine Bildung zutage, die ich früher nicht beobachtete und die für die eben genannten Gattungen wohl gleichfalls in Betracht kommen könnte, nämlich der Ersatz der Blattspitze.

Carya hat schön zugespitzte Blätter bezw. Fiedern. Die Nervatur zeigt im oberen Teile ziemlich spitzwinklig ablaufende Gefäßstränge zweiter Ordnung und nahezu rechtwinklig dazu die der dritten Ordnung, die je zwei der ersteren miteinander verbinden. Der Schnitt hatte nur in einem Falle die äußerste Spitze fortgenommen und offenbar nur eine relativ kleine Wundfläche verursacht. An dem Regenerate ist sie nicht ganz leicht abzugrenzen. Auf der rechten Seite zwar ist eine vorgeschobene Ecke als Beginn der Schnittstrecke nicht zu übersehen, aber links von der Hauptrippe kann nur mit der Lupe nach dem Verlaufe der Nerven dritter Ordnung die Entscheidung getroffen werden. Es ist nämlich auffallend, daß diese Stränge, je näher der Wunde sie liegen, um so mehr sie zu erreichen streben, ja schließlich sogar zur Halbierung dieser Nährbahnen schreiten, so daß ihre gesamte Zufuhr der Wunde zugute kommt. Die tiefer einwärts liegenden Bündel zweiter Ordnung sind viel stärker gekrümmt als die normalen, ja das ganze Teilblatt hat die schlanken Umrißformen verloren. Besonders interessant ist die Neubildung der Spitze und einiger, allerdings weniger deutlich ausgeprägter Zähne des Randes. Nach den Untersuchungen Prantl's[17]) entstehen die Blattpartien von *Juglans cinerea* und von *Pterocarya fraxinifolia* acropetal; die Spitze bleibt also am längsten meristematisch.

Ein anderes Exemplar war kräftiger vom Messer erfaßt worden. Daher ist eine so schöne Regeneration nicht eingetreten. Zwar ist an der dem unbeschädigten Blattrande zunächst liegenden Partie eine Zahnbildung noch gut zu erkennen, doch sind die der Hauptrippe sich nähernden Stellen ziemlich glattrandig. Ein Absatz an den

[17]) Prantl. Stud. über Wachstum, Verzweigung u. Nervatur d. Laubbl. insbes. d. Dikotylen. Ber. d. dtsch. bot. Ges. 1883. I. S. 285.

Mittelnerven ist sicherlich, wie auch in anderen Fällen, aus der höheren Widerstandsfähigkeit des Bastbelages der Gefäße beim Schneiden und aus der Knospenfaltung der Blätter zu erklären. Eigenartig ist wiederum der Verlauf der kleineren Bündel, die an dem Wundrande sich eng zusammendrängen. Zur besseren Veranschaulichung dieser merkwürdigen Verhältnisse gebe ich in stärkerer Vergrößerung eine Zeichnung wieder, die eine Strecke von 4,4 mm der Wunde mit den auf sie zulaufenden Adern dritter Ordnung darstellt (Fig. 5). Es fällt auf, daß diese alle in demselben Sinne, und zwar nach außen abbiegen. Je näher dem Rande, um so stärker die Krümmung. An einigen Stellen legen sich die Gefäße der Wunde an. Auch die kleineren Stränge sind ebenso beeinflußt. Die kurzen Zwischenräume an dem Rande selbst sind durch Festigungselemente

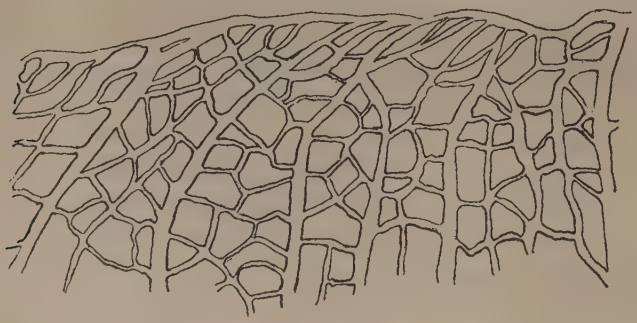

Fig. 5. Vergr. 18.

ausgefüllt, so daß ein sehr kräftiger Saum entstanden ist, der nur durch die wechselnde Dicke seine anormale Bildungsursache kundgibt.

Die Querschnitte boten entsprechend den beschriebenen Wundbildern alle Übergänge von weniger vollkommenen Bildungen bis zu guter Regeneration der Epidermis dar. Es war zu unterscheiden, ob die untersuchte Stelle unmittelbar einem Gefäße anlag oder nicht, ob sie nahe dem unverletzten Blattrande sich befand oder weiter davon entfernt. Dieser selbst ist stark verschmälert im Verhältnis zur Lamina und weist starke Epidermisaußenwände und sklerenchymatisch verdicktes Parenchym auf. Die Wundgewebe unterscheiden sich hiervon durch ungleiche Größe der Zellen, stellenweise überaus dicke Cuticularschichten, die auch auf die Radialwände übergreifen, unregelmäßige Gestalt der Cuticulaoberfläche, durch Zellfetzen und Zellverschmelzungen. Hin und wieder ist auch eine Lücke unausgefüllt geblieben, besonders dann, wenn ein größeres Gefäß angeschnitten war. Daß aber selbst

dieses eine Epidermis um sich herum erzeugte, übertraf die Erwartungen.

Die oben erwähnte, der Lamina auf der einen Seite beraubte Mittelrippe hatte, da ihre leitenden Teile nicht verletzt waren, von der Seite her die Wunde bis auf eine sehr kurze Strecke geschlossen. Der Querschnitt verleitete übrigens leicht zu der Annahme, daß die Regeneration überaus gut ausgefallen sei, während sie tatsächlich durch die starke Abweichung formaler Art gerade an dieser Stelle weniger schön aussah. Zur Erklärung muß daran erinnert werden, daß das in sehr jugendlichem Zustande geschnittene Blatt die unverletzten Teile normal auswachsen ließ, während die ursprünglich relativ große Wunde dadurch im Verhältnis, also nur scheinbar kleiner wurde. Man sah demnach das runde Leitbündel, auf der einen Seite von ihm die nur wenig dünnere, gesunde Blattspreite und auf der anderen den kurzen Stummel der zur Zeit der Operation noch sehr schmalen anderen. Die Verletzung hatte das Wachstum in die Dicke außerordentlich gehemmt, so daß es auf den ersten Blick aussah, als habe das Messer die Lamina bis zur letzten ihr gehörigen Zelle entfernt. Da der Blattnerv inzwischen sehr zugenommen hatte, konnte man einen Teil seiner Epidermis für ausgebildet halten, wenn man als Maßstab der Wundstrecke den Durchmesser der normalen Spreite benutzte. Die Anordnung der Gewebe rechts und links vom Gefäße unterschied deutlich den verletzten und den unverletzten Teil. Während jener mit dem in der Größe reduzierten Palissaden- und Schwammparenchym an das Leitbündel stieß, wies dieser kollenchymatische Gewebe auf, das die noch mangelhaften Epidermiszellen erzeugt hatte. Nach längerer Behandlung mit Schwefelsäure hob sich die Cuticula deutlich ab.

Schließlich ist noch der Fall zu beschreiben, wie senkrecht auf der Wundstrecke stehende Gefäße des Blattes sich bei der Regeneration verhielten. Sie hatten sich, oft nach einer geringen Erweiterung, geschlossen und vor sich eine Kappe von kräftigem Parenchym in einer Schicht entwickelt, das mit dem seitlich liegenden Mesophyll in Verbindung stand. Nach diesen, mit Zellinhalt vollständig ausgefüllten Elementen folgte eine Reihe ovaler Zellen, und dann ein kollenchymatischer Komplex, der von gut ausgebildeter Epidermis bekleidet war. Die Dicke des Blattrandes betrug die Hälfte der normalen.

Fagus silvatica.

Je nach der Schwere der Wunden hatten sich die Blätter bis zur normalen Größe entwickelt oder waren nur zu Teilstücken

ausgewachsen. Da die Blättchen in der Knospe immer zwischen zwei Nerven gefaltet sind, so war die Randlinie hin und wieder durch den Schnitt regelmäßig ausgebuchtet worden, so daß ein solches Blatt wie das einer Eiche erschien. Das Fehlen jeder Wellung der Spreiten ließ wie stets Annäherung an normale Verhältnisse erwarten. Tatsächlich wiesen alle Schnittkanten Bildungen auf, die als Formen der Epidermis anzusprechen sind. Um Wiederholungen zu vermeiden, schicke ich voraus, daß die Erscheinungen von Wundheilung bei *Fagus* denen bei der im System benachbarten Ulme sehr ähnlich sind, wie auch die Anatomie der unverletzten Blattränder dieser Arten wenig Unterschiede bietet.

Ob nur das Parenchym oder ob auch ein Gefäßbündel verletzt worden war, der Abschluß der Wunde durch Epidermis trat stets ein. An der Wiederbildung fiel gelegentlich die klumpenförmige Verdickung der Außenwände von zwei oder drei nebeneinanderliegenden Zellen auf, die dadurch ihr Lumen ganz eingebüßt hatten. Abgesehen davon war das anatomische Bild eines gesunden Blattrandes vollständig hergestellt. In anderen Fällen war der neugebildete Rand zwar in der Rundung gut, doch zeigten sich zwischen dem Mesophyll und der Epidermis einige farblose Zellen, die in einer Reihe parallel zum Regenerate lagen, und beide tangentiale Wände der Oberhautzellen waren ungewöhnlich verdickt. Kork war nicht vorhanden.

Von einem Blatt hatte das Messer das rechte basale Viertel bis zur Mittelrippe entfernt. Diese war noch in Mitleidenschaft gezogen worden, denn es fehlte ein Teil des Grundgewebes, so daß der Bastring des Gefäßbündels stellenweise nur von 1—2 Zellenreihen bedeckt war. Die Wunde war recht groß und erstreckte sich noch über die Ansatzfläche der Lamina hinaus. Die Grundgewebszellen hatten wiederum kollenchymatische Verdickungen erfahren, doch die Ersatzbildungen waren von ungleichem Werte. In der Höhe des Palissadengewebes hatten sich die Zellwände enorm verdickt, die Umrisse der einzelnen Zellen waren fast verschwunden, der makroskopische Randlinienverlauf war unregelmäßig.

Die untere Nervenpartie dagegen wies gut gebildete, isodiametrische Zellen auf, die etwas größer als normale Epidermiszellen und nur schwach gegeneinander verschoben waren, wodurch die Randlinie ziemlich glatt erschien. Wenn zwei benachbarte Zellen sich nicht berührten, wie es vorkam, dann waren ihre freien Radialwände mit Cuticula überzogen und ebenso die nächste subepidermoidale Zelle in der Lücke, soweit sie mit der Außenluft in Berührung stand. Daß dadurch die Oberfläche etwas wellig

wurde, weicht von der oft papillös vorgewölbten normalen Epidermis nicht ab.

Blatt und Blattstiel von *Fagus* regenerieren die Epidermis also verhältnismäßig gut. Kollenchym spielt wie bei den oben beschriebenen Arten eine vermittelnde Rolle.

Viburnum Lantana.

Viburnum wurde Mitte Juni 1908 verwundet, geerntet Ende Juni. Der Schnitt streifte die Mittelrippe, beraubte sie der Epidermis und löste ungleich die Spreitenhälften ab, die bei dem sehr jugendlichen Stadium noch eingerollt waren. Es blieben nur schmale Streifen von einer Breite gleich dem Durchmesser der Mittelrippe stehen. Diese selbst war kräftig gestreift worden und hatte ein schmales Segment verloren. Der Wundreiz hatte sich bis in die Nähe des Gefäßbündels erstreckt, wie aus der merkwürdig starken Verlängerung der Grundgewebezellen zu erkennen war. Erst unmittelbar unter der Schnittlinie traten wieder kleinzellige Elemente auf mit den ersten Spuren kollenchymatischer Wandbildung. Die äußersten Zellen waren durchweg von abgeschnittenen bedeckt. Offenbar war die Wundfläche zu groß, um in kurzer Zeit mit Epidermis bekleidet zu werden.

Ähnlich schloß sich die Wunde der Blattspreite. Die erst vor kurzem vollzogene Differenzierung aber gestattete anscheinend leichter einen Rücktritt zum meristematischen Zustand. Palissaden- und Schwammparenchym waren noch kaum zu unterscheiden. Aus beiden war ein Kollenchym von sechs Reihen hervorgegangen, dessen Tangentialwände durch besondere Verstärkungen sich auszeichneten. So konnte die Zuführung von Baumaterial gut bewerkstelligt werden. Die im Mesophyll entstandenen Zellen zeichneten sich durch hellere Färbung der verdickten Wände aus. Alle in der Umgebung der Wunde liegenden Zellen waren von Protoplasma ganz erfüllt, ohne Vakuolen. Die Oberfläche dieses Kollenchyms war mit Epidermiszellen bedeckt, die sich durch etwas stärkere Abrundung, dickere Außenwände und nicht unbeträchtliche Größenschwankungen von normalen unterschieden. Vier so gebaute Zellen genügten für die Wundfläche; nur an einer Ecke fand sich ein kleiner Rest der angeschnittenen Zellen. Aus diesem Befunde erklärte es sich, daß traumatrope Krümmungen ausgeblieben waren, und es ist zu erwarten, daß nach Monaten anatomische Anzeichen des erfolgten Eingriffes nicht mehr zu sehen sein werden.

Viburnum Lantana ist demnach zu den Pflanzen zu zählen, die durch vollständige Regeneration Blattwunden heilen können.

Tilia parvifolia.

Am 25. April 1909 wurden mehrere, wenige Millimeter lange Knospen von *Tilia parvifolia* im Institutsgarten der Länge nach durch einen senkrechten Schnitt aufgespalten. Die meisten gingen zu Grunde oder entwickelten sich nur schwach, da die Witterung in dieser Zeit sehr ungünstig war. Auch wurden sie oft geschwächt durch schnell wachsende Nachbartriebe. Doch in einem Falle wurde ein gutes Resultat erhalten. Wie aus der Abbildung 6 zu ersehen ist, die durch Kopieren des Zweigstückes auf Positivpapier erhalten

Fig. 6. Etwas verkleinert.

wurde, waren bis auf das jüngste sämtliche Blätter des kleinen Zweiges getroffen. Er wurde am 19. Mai abgenommen. Im Vergleich mit normalen Trieben desselben Baumes hatten die Blätter trotz der schweren Verwundung an Länge der Blattspreite nichts eingebüßt. Auffällig war, daß die sonst auftretenden Krümmungen gänzlich fehlten. Schon das ließ besondere anatomische Verhältnisse erwarten. Der Verlauf der neuen Blattränder verlangte eine genauere Betrachtung. Sie erschienen zartgrün, auch unter der Lupe, wie an unverletzten Blättern. Zwischen je zwei größeren

Adern „hing“ der Rand nach innen, und man könnte daraus schließen, daß das durch Eintrocknen erfolgt sei. Aber abgesehen davon, daß dann Wellungen des Randes hätten eintreten müssen durch Zusammenziehung der angeschnittenen Gefäße, erkennt man an mehreren Stellen, daß auch konvexe Begrenzungen auftreten. Die Gefäße mußten also wohl an der „Deltabildung“ beteiligt sein. Und die anatomische Untersuchung ergab tatsächlich die Richtigkeit dieser Annahme. Zuvor noch ein paar Worte über das unterste Blatt. Es ist scheinbar zurückgeblieben. Der Grund dafür könnte in den besonders ausgedehnten Verwundungen, die fast den ganzen Rand ergriffen haben, zu suchen sein. Aber Vergleiche mit normalen gleichaltrigen Zweigen lehrten, daß eine Beziehung zur Operation keineswegs notwendig anzunehmen ist.

Die Regeneration der Epidermis zeigte sehr verschiedene Grade der Vollkommenheit. Am besten war sie in unmittelbarer Nähe eines größeren, unverletzten Gefäßbündels gelungen, also dann, wenn das Messer an einer Rippe entlanggeglitten war. Während der Blattlappen auf der anderen Seite vollkommen ausgewachsen war und zwischen den zylindrischen Epidermen vier Mesophyllzellen im Durchmesser besaß, waren auf der Wundseite die Oberhäute des Blattstummels einander so weit zugeneigt, daß eine einzige neugebildete Epidermiszelle sie verbinden und die Wunde schließen konnte.

Je mehr der Schnitt von einer Nahrungsbahn entfernt lag, um so weniger weit war die Regeneration vorgeschritten. Ferner war das Entwickelungsstadium zur Zeit der Operation offenbar von Bedeutung. Die jüngsten Blätter hatten sich in den Neubildungen dem normalen Zustande am meisten angenähert. Ältere Blätter bildeten ein unregelmäßiges Parenchym mit stärkeren Wänden in 3—4 Schichten, während die an die Wunden anstoßenden Epidermiszellen kollabierten. Das Wundgewebe war chlorophyllfrei, woraus sich die oben erwähnte helle Saumfarbe erklärt. In anderen Fällen war es deutlich kollenchymatisch entwickelt und durch kräftig vorgewölbte Epidermiszellen abgeschlossen. Kork war in keinem Falle wahrzunehmen, wie bei anderen Versuchspflanzen sonst recht häufig.

Was endlich die „Deltabildung“ an den Stellen anbetrifft, wo ein Nerv rechtwinklig geschnitten worden war, so hatte das Übermaß von zuströmendem Baumaterial hier eine Wucherung erzeugt, ohne daß Anzeichen einer Epidermisbildung zu erkennen waren. Die Reste der toten Zellen lagen oft in größerer Menge auf der Wunde, während sie auf Regeneraten fehlten.

Abies concolor.

Zu Versuchen mit Koniferen bestimmten mich mehrere Gründe. Einmal sollten diese im System so scharf charakterisierten Pflanzen der Vielseitigkeit wegen herangezogen werden, dann aber ließ der Umstand, daß es immergrüne Gewächse sind, einige Proben nicht aussichtslos erscheinen. Diese Vermutung wurde verstärkt durch die Möglichkeit, die Schnittstellen sofort nach der Operation mit Hilfe des reichlichen Harzes wieder zusammenzukleben und sie so fürs erste von der Luft abzuschließen. *Abies concolor* im Freilande des botanischen Gartens zu Dahlem endlich wurde gewählt, weil die Triebe besonders kräftig waren.

Die verwundeten Knospen blieben anfangs im Wachstum sehr zurück. Als die Nadeln sich zu entfalten begannen, waren sie sichelförmig nach innen gekrümmt. Das Ganze sah aus wie zwei ineinandergekrampfte vielzehige Krallenfüße. Später gabelte sich der Sproß in zwei selbständige Äste, die bis zu 8 und 10 cm Länge auswuchsen. Jede Krümmung hatte sich verloren. Vegetationsscheitel krönten jeden Ast, der nur durch eine Bräunung der langgestreckten Schnittfläche ohne Nadeln und durch einige Blattstümpfe seine Verletzung andeutete. Die anderen Seiten waren normal mit Nadeln besetzt.

Waren nämlich Nadeln quer halbiert worden, so hatte sich keine neue Spitze gebildet. Hatte dagegen das Messer nur längsgestreift, so war die Oberhaut regeneriert worden. Schwere Längswunden hatten das Längenwachstum sistiert und Biegungen durch Korkbildung hervorgerufen.

Das Verhalten der Nadeln bei nur sehr schmalen Wunden von 3—6 Zellen Breite und beliebiger Länge war wechselnd. Die kleinsten Verletzungen heilten am besten zu. *Abies* weicht von dem bekannten *Pinus*-Typus hauptsächlich durch den Mangel an jenen cutinisierten und enorm verdickten Zellen der Blattkanten ab. Die Verletzungen hatten nur gerade die Kante getroffen, woraus sich die schmale Wunde erklärt. Waren nur Epidermiszellen abgetragen worden, so hatte sich eine Zellreihe vor den unberührten Fasersträngen regeneriert mit doppelt starken Außenwänden und rauherer Cuticula (Fig. 7). Auch die Radialwände hatten teilweise Verdikkungen erfahren, besonders in ihren distalen Partien. Dadurch erinnerte das Bild der Verheilung an die Eckzellen von Pinus, von denen hier mehrere nebeneinander zu liegen schienen. Trotz der Schwellung waren die bogenförmig angeordneten Zellwandschichten gewöhnlich gut zu erkennen, die jene Pinuszellen charakterisieren. Die äußere Begrenzungslinie war durch Zelltrümmer oder durch leichte Knik-

kungen nur in geringem Maße unregelmäßig, so daß die leichten Verwölbungen der einzelnen Epidermiszellen nicht verwischt wurden.

Man konnte also die Restitution des Hautskelettes in jeder Beziehung konstatieren.

Wenn die Wunde das subepidermale Bastgewebe in Mitleidenschaft gezogen hatte, dann war eine schmale Zone, 2—3 Zellen dick, von dünnwandigem Tafelkork zwischen der neuen Epidermis und dem Bast zu sehen. Die Hautzellen waren radial gestreckt bis zum Doppelten ihrer Breite, das Innere war von Zellmasse vollständig erfüllt, die sich nach Behandlung mit Eau de Javelle braun färbte. Zwischen diesen beiden Arten der Regeneration je nach der Wundtiefe fanden sich alle Übergänge.

Wir schreiten nunmehr zur Untersuchung der beiden Teiläste von *Abies concolor* und beginnen die Betrachtung an der tiefsten

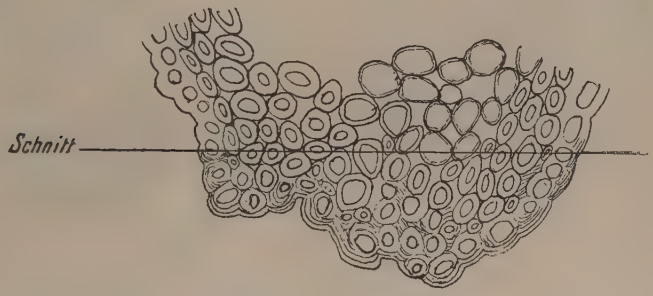

Fig. 7. Vergr. 300.

Stelle, dort, wo die Gabelung einsetzt. Die Querschnitte 3—4 mm unterhalb der äußerlich sichtbaren Teilung zeigen bereits die Spuren des Messers. Der sonst kreisrunde Zweig ist abgeflacht; seine Durchmesser betragen 3,5 und 5 mm. Mit bloßem Auge erkennt man die Verdoppelung des Leitbündelringes. Zwischen den Neuanlagen fällt durch die Bräunung ein langgestreckter Zellkomplex auf, der nahezu die Peripherie des Querschnittes erreicht: das Wundgewebe.

Um dies in seiner Entwickelung würdigen zu können, ist zu erwähnen, daß Abieszweige normal einen kollateralen Gefäßbündelring besitzen, um den sich eine breite Zone primärer Rinde mit zahlreichen und großen Interzellularen und in ein oder zwei unregelmäßigen Kreisen angeordneten Harzgängen herumlegt. Die Rinde zeigt außen ein Phellogen, das nach innen zu durch Kollenchym, nach außen zu durch eine 4—5 Zellen starke Schicht von Kork mit abgestorbener und collabierter Epidermis begrenzt

wird. Die Korkzellen sind dünnwandig und radial gestreckt, ihre Wände wellig gebogen.

Durch den Schnitt war der Zweig nicht genau median geteilt worden. Die wieder geschlossenen Mestomringe waren daher nicht gleich groß; der größere war nierenförmig, der kleinere bildete einen stumpfen Winkel. In ihm war das Mark auf ein Minimum reduziert. Auf den Konkavseiten beider Leitbündelringe lag ein langgezogenes Oval: das Wundgewebe. Durch Phellogen war es von dem Grundparenchym getrennt. Es bestand demnach aus Kork, der nur etwas kleinzelliger war als der normale und auf seiner Oberfläche große gebräunte, aufgetriebene, beutel- und schlauch-

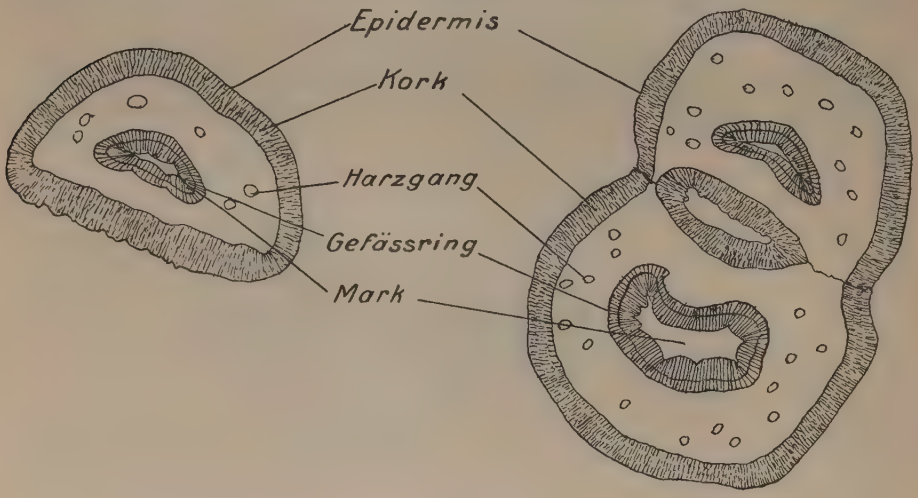

Fig. 9. Fig. 8.

Vergr. 12.

artige Zellen aufwies, die sich mit den von der Gegenseite des Ovals ausgehenden verschränkt und gestaucht hatten. In der Verlängerung der Hauptachse des Ovals deutete das Rindenparenchym durch engmaschigeres Gewebe, das Periderm durch stärkere Wandverbiegungen die Schnittfläche an.

Einige Millimeter oberhalb dieses Querschnittes reichte das Oval bereits nahezu an das periphere Phellogen heran, das durch eine Einbuchtung ihm entgegenkam. Die Korkschichten des Wundgewebes berührten sich im Innern nicht mehr; die Ähnlichkeit mit der gewöhnlichen Peridermhülle war schon sehr groß (Fig. 8). Die Verwachsungslinien im Rindenparenchym und im alten Periderm konnten nur mit Mühe festgestellt werden. Wieder ein Stückchen höher hatte die ovale Wunde die Außenseite erreicht, ihren Kork an den ursprünglichen angeschlossen und damit die vollständige Trennung der Teilzweige herbeigeführt.

Der nächste Querschnitt (Fig. 9) zeigte alle Elemente des unverletzten Zweiges mit folgenden Abweichungen. Der Umriß bildete einen einseitig abgeflachten Kreis. Die Korkhülle war ringsum gleich gut gebaut, an der Wundstelle etwas breiter. Die Oberfläche bestand jedoch nicht aus zusammengefallener Epidermis, sondern aus Korkzellen mit dunkler Außenwand und unregelmäßigen Verdichtungen, so daß die Analogie mit dem normalen Zustand allerdings groß war, jedenfalls physiologische Gleichwertigkeit erzielt wurde. Die Abweichungen der inneren Gewebe sind bereits beschrieben.

Die folgenden Querschnitte bis unmittelbar unter die Gipfelknospe boten dasselbe Bild, nur rundete sich der deformierte Leitbündelring immer mehr ab, und alle Gewebe näherten sich schrittweise der normalen Anordnung. Die Nadelbildung beginnt und nur die auf der Wundseite gelegenen deuten mit einer schwach gebräunten, außen verdickten Epidermis auf den Eingriff hin. Die Knospe selbst ist durchaus regulär. Diese Resultate stimmen mit denen gut überein, die Kny[18]) an einer größeren Zahl von Angiospermen und zwar an Dikotylen konstatiert hat. Demnach ist auch das Leitbündel gymnospermer Pflanzen einer Verdoppelung nicht unfähig.

Zusammenfassend müssen wir also konstatieren, daß auch die Oberhaut dieser Konifere einer Regeneration fähig ist, sowohl im anatomischen wie im physiologischen Sinne.

II. Krautige Pflanzen.

Vicia Faba.

Vicia bildete ein bevorzugtes Objekt der hier besprochenen Versuche. Die schönen Resultate mehrerer Forscher[19]) bei Wurzelregenerationen und Lopriores bei Stammspitzenwunden erklären dies. Meine Versuche mit *Vicia* liefen über ein Jahr. Die Anfang Juli im Freien ausgesäten Bohnen konnten Mitte Juli beim Durchbrechen des Bodens operiert werden, indem das hypokotyle Glied der Länge nach halbiert wurde, um den Vegetationspunkt zu treffen. Hatten sich die ersten Blätter bereits entfaltet, so wurde die Wunde dem nächsten Paare median zugeführt. Fast alle der 40 Versuchspflanzen überstanden den Eingriff; sehr viele hatten die

---

[18]) Vergl. Kny. Über künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises im Stamme der Dikotylen. Sitzungsbericht Naturf. Fr. Berlin. 1877. S. 189.

[19]) U. a. Nemec, Studien über Regeneration. Berlin. 1905.

Lopriore. Regen. v. Stämmen u. Wurzeln infolge traumat. Einwirkg. 1906. S. 242. S. Citat der Einleitung. Vergl. auch Nova Acta d. Kais. Leop.-Carol. Akad. Bd. 46, Nr. 3.

beiden Stengelhälften nahezu gleichmäßig emporgetrieben, allerdings unter deutlicher Wachstumshemmung. Einige waren höher emporgelangt, offenbar, weil nur eine Hälfte auswuchs, denn die andere war durch einen Schnitt seitlich vom Vegetationspunkt zu klein ausgefallen. Die Schnittstelle war als eine Rinne auf eine weite Strecke selbst bis zur Spitze hin zu verfolgen, zeigte aber durch die kränklich-grüne Farbe, die teilweise in Braun überging, daß Regeneration ausgeblieben war.

Wirkung von Ölen.

Zum Wundverschluß war in erster Linie Kork gebildet worden, wie die Untersuchung zeigte. Die Versuchstage hatten unter großer Trockenheit zu leiden, worauf der Mißerfolg zurückgeführt wurde. Um die Wunden gegen Transpirationsverluste zu schützen, die auch in dem Gewächshaus erfahrungsgemäß eintraten, wurden Öle und ähnliche Stoffe verwendet. Zur Benützung von Glyzerin regte der Gedanke an, ob etwa Analogien im Verhalten der tierischen und pflanzlichen Epidermis bestehen.

Ende September wurden ca. 3—6 cm lange Pflänzchen im Gewächshaus sofort nach dem Schneiden mit Olivenöl, mit geschmolzener Kakaobutter, Perubalsam oder Glyzerin behandelt. Etwa ein Tropfen der betreffenden Flüssigkeit wurde auf den höchsten Punkt der Wunde gebracht, so daß er sich selbst verteilte. Die mit Olivenöl eingefetteten Pflanzen allein dauerten aus und wuchsen annähernd normal. Die Narbe sah hellgrün aus und ließ Regeneration vermuten. Vom Öl war nichts mehr zu sehen, nur glänzte die Oberhaut seidenartig. Unter dem Mikroskop zeigte im Querschnitt der Wundrand keine oder nur vereinzelte Korkwände. Reste der getroffenen Zellen hatten sich zum Teil noch erhalten. Die intakt gebliebenen der nächsten Schicht waren stark hervorgewölbt, stärker als es gewöhnlich die ursprüngliche Epidermis aufweist, und in den so gebildeten Winkeln fanden sich überall Öltröpfchen. An der Außenseite der Zellen fielen außerdem winzige Protuberansen auf. In konzentrierter Schwefelsäure lösten sich die Zellen schnell auf, und es blieb eine zusammenhängende Haut, eine Cuticula zurück. Kontrollpflanzen, die nicht mit Fetten in Berührung gekommen waren, hatten in dieser Jahreszeit regelmäßig Korkverschluß.

Es bleibt fraglich, welcher Faktor diesen Unterschied bedingt. Am nächsten liegt wohl die Annahme, daß das Öl die Transpiration in hohem Grade heruntersetzt. Die Versuche unter Glasglocken mit und ohne Verwendung von Öl, die in dieser Frage eine Auskunft geben sollten, versagten leider, da die Exemplare zu früh

„das Schwarzwerden" der Sprosse bekamen, eine Störung, die bei partiellem Luftabschluß meist eintrat. Das Bakterium, das diese Krankheit verursacht, scheint im dampfgesättigten Raume besonders gut zu vegetieren.[20])

Bei Gelegenheit einer Längsspaltung war die Oberfläche des Stengels geritzt worden, wodurch noch 5—6 Lagen der Rindenzellen durchschnitten wurden. Die Richtung des Messers war nicht genau radial, sondern wich um ca. 45° ab. Im Querschnitt sah man um den am meisten nach innen gelegenen Teil der Wunde sehr kleinzelliges Kollenchym, das Epidermiszellen aufwies. Die Wunde hatte sich geschlossen, indem die Schnittkanten sich wie Lippen aufeinandergepreßt hatten. Dabei war die Grenze zwischen alten und neuen Hautzellen verwischt worden.

Stimulantien.

Nachdem ich Regeneration bei *Vicia* erhalten hatte, wie weiter unten beschrieben ist, fand ich bei Küster[21]) die Angabe, daß für schnell sich streckende Teile Kork ein geradezu ungenügender Verschluß von Wunden sei. Es komme zu fortwährendem Aufreißen, und die Pflanze werde durch die beiden Tätigkeiten des Längenwachstums und der Korkbildungen schließlich erschöpft. Lopriore und Peters beobachteten an schnell wachsenden Pflanzenteilen Regenerate, und Vöchting[22]) nimmt an, daß die nach beliebigen Richtungen durch Radialwände teilungsfähige Epidermis dem starken Wachstum junger, fleischiger Körper besser als eine Korkschicht, die in ihren äußeren Teilen durch immer neue Risse gesprengt werden müßte, folgen könne. Auch ich halte optimale Wachstumsbedingungen für besonders günstig.

Um nun den Einfluß künstlich beschleunigten maximalen Wachstums auf den Eintritt bezw. den Verlauf der Regeneration festzustellen, wurden in Parallele mit *Vicia faba*-Kulturen in gewöhnlichem Wasser solche unter Zusatz von Stimulantien ausgeführt. In drei zylindrischen Glasgefäßen von je 5,5 Liter Inhalt wurden je drei Pflanzen derselben *Vicia*-Art gezogen. Die Wasserfüllung des ersten Gefäßes enthielt 0,00001 % = 0,05 g $CuSO_4$, die des zweiten 0,016 % = 0,88 g $ZnSO_4$ und die des dritten 0,033 % = 1,7 g ClLi. Die Mischungsverhältnisse sind der Biochemie von Czapek[23]) entnommen. Die Samen waren vorher in Leitungswasser

---

[20]) Vergl. van Hall, d. Faulen d. j. Schößlinge v. Iris. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten. XIII. 1903. S. 142.

[21]) Vergl. Küster. S. 162.

[22]) Vöchting. Untersuchg. zur Anat. S. 78.

[23]) Czapek, Biochemie d. Pflanzen. Jena. 1905. vl. II. S. 893.

und Sägespänen zur Entwicklung gebracht worden, und die jungen Pflänzchen wurden in die mit reinem Wasser gefüllten Versuchsgläser umgesetzt, als sie durchschnittlich 10 cm lange Sprosse gebildet hatten. Erst 24 Stunden später erhielten sie den Zusatz der Reizmittel, so daß unkontrollierbare Einflüsse des Umsetzens möglichst ausgeschaltet wurden. Und wieder nach 24 Stunden wurden die Sproßgipfel geschnitten. Bereits drei Tage später, am 13. Februar 1909 konnte folgendes Resultat abgemessen werden:

Stimul.	Sproßlänge	Länge des 2. Internod.	Temperatur
Cl Li	38 cm	12 cm	20° C
$CuSO_4$	23 cm	7,1 cm	„
$ZnSO_4$	21 cm	7 cm	„
H_2O	16—18 cm	5—6 cm	„

Daraus geht hervor, daß die gewünschte Beschleunigung des Längenwachstumes entsprechend früheren Beobachtungen eingetreten war. Die erwartete Begünstigung des Regenerationsverlaufes dagegen blieb oft aus. Ein Seitensproß unterhalb der abgeschnittenen Gipfelknospe wurde zum Hauptstamm ausgebildet. Daher gediehen die verwundeten Teile nur kümmerlich, und nach einer Woche etwa gingen drei der Versuchspflanzen ein. Die gesunden entwickelten sich sehr kräftig weiter.

Durch die mikroskopische Untersuchung bestätigte sich die Vermutung, daß eine neue Epidermis nicht gebildet worden war. Die mit ClLi behandelten Pflanzen hatten die Wunde mit lockeren, in den oberflächlichen Schichten kutinisierten Zellen verschlossen. Ähnlich war der anatomische Befund nach Einwirkung von $CuSO_4$. Angeschnittene Blattränder zeigten Verkorkung der an die unverletzten Epidermiszellen anstoßenden äußersten Schicht; ebenso verhielten sich die Stengel. Auffällig war nur, daß die Korkwände sehr wenig tief in das Grundparenchym hineingingen. Es war meist nur die oberste Zellreihe einmal tangential geteilt.

Cl Li-Exemplare hatten sogar nicht einmal Kork. Sie erweckten den Anschein, als ob die Verwundung gar keine Veränderung hervorgerufen hätte. Einige Reste und kollabierte Zellen bezeichneten den Weg des Messers. *Vicia* ist unter anderen Umständen zur massenhaften Korkbildung geneigt, wie auch die Kontrollpflanzen im reinen Wasser demonstrieren. Das Stimulans scheint demnach diese zu hemmen. Nun muß allerdings zugegeben werden, daß in dem jugendlichen Stengel die Epidermis sich von ihrer Unterlage kaum unterscheidet, daß man also von dem Regenerate außer der Cuticula keine besonderen Kennzeichen verlangen darf und ferner, daß die Versuchsdauer zu kurz war. Aber der Ge-

samteindruck deutet wohl kaum auf Wiederbildung von Epidermis hin.

In einem gewissen Gegensatz dazu hatten die langsamer wachsenden $CuSO_4$- und $ZnSO_4$-Exemplare deutliche Ansätze zu kollenchymatischen Umbildungen der Zellpartie zwischen einem Gefäßbündel und dem Wundrande gebildet. Korkwände waren nur ganz vereinzelt zu sehen und nur in der äußersten unverletzten Zellschicht.

Stimulantien hemmten also anscheinend die Korkbildung, doch ist eine direkte Beeinflussung des Regenerationsprozesses durch starkes Längenwachstum nicht zu erkennen.

Etiolement.

Als zweites Mittel, schnelle Streckungen der Pflanzen zu erreichen, war das Etiolement gewählt. Die in Sägespänen gezogenen Versuchsobjekte wurden mit Dunkelzylindern bedeckt, nachdem die Scheitel eingeschnitten waren. Verwendet wurden je 20—30 Exemplare von *Pisum sativum*, *Vicia faba*, *Phaseolus multiflorus*. Die Größe schwankte zwischen 5 und 15 cm. Nach 12 Tagen wiesen die meisten Exemplare 40 cm Länge und mehr auf. Am deutlichsten zeigte *Pisum* die bekannten Merkmale der Vergeilung.

Auch bei diesen Versuchen blieben häufig die verwundeten Sprosse im Wachstum zurück zu Gunsten von tiefer liegenden. So hatte in einem Falle der erste nur 4 cm, der zweite 25 cm Länge. Die Wundstelle zeigte sich verkorkt, woraus sich die geringe Fähigkeit zur Streckung ergibt. Ob durch Abschneiden der Adventivsprosse der Versuch ein anderes Ergebnis gehabt hätte, ist leider nicht festgestellt. Die Epidermis von *Phaseolus* war von den Wundrändern her über die Schnittstelle herübergewölbt, teils eine Folge der Zusammenschrumpfung durch Austrocknen, teils durch mehrfache radiale Teilungen der angrenzenden Epidermiszellen bewirkt. Die neugebildeten nahmen nach der Lücke zu an Größe schnell ab. *Vicia* war gleichfalls verkorkt.

Am fünften Tage nach der Verdunkelung und Operation beobachtete ich an *Vicia*, daß die Wunde grauweiß bereift erschien.[24]) Unter dem Mikroskop stellte sich als Ursache die papillöse Ausstülpung der obersten Zellen heraus, die von besonderer Größe waren. Kork fehlte diesmal. Endlich am 16. Tage wies das unterste Internodium einer *Vicia*-Pflanze schwache Korkbildung auf, während das folgende bereits zur Regeneration der Epidermis, namentlich in der Nähe von Mestom, geschritten war.

---

[24]) Vergl. Küster. Pathol. Anat. S. 94.
Sorauer. Handb. d. Pflkr. Berlin. 1909. I. S. 441, 325.

Auch *Phaseolus* zeigte zu dieser Zeit am Stengel gute Ersatzbildungen. Nur schien hier die Lage des Schnittes bedeutsam zu sein. Tangentialwunden regenerierten, Radialwunden nicht, sondern verkorkten. Die ersteren hatten den Mestomring nicht verletzt.

Auf Grund dieser Ergebnisse möchte ich dem beschleunigten Längenwachstum durch Stimulantien oder Etiolement noch nicht unbedingten Einfluß auf die Regeneration zuschreiben. Das wäre nur angängig, wenn die Mehrheit der Versuchspflanzen positive Resultate ergeben hätten. Da außerdem die Kontrollpflanzen aus mir unbekannten Gründen, entgegen ihrem Verhalten drei Monate früher (siehe folgenden Abschnitt), nicht regenerierten, so könnte höchstens von einer gewissen Förderung der Ersatzbildung die Rede sein. Der Einfluß der Lichtentziehung kompliziert wahrscheinlich die Versuche in schwer zu kontrollierender Weise.

Versuche ohne Hilfsmittel.

Gute Regeneration der Epidermis wurde an Gewächshausexemplaren beobachtet, die im Januar oder Februar gezogen, bezw. geschnitten worden waren. Blätter, deren Rand abgetragen war, und längsgespaltene Stengel regenerierten das Hautgewebe. Der Stengel einer *Vicia*-Pflanze war am 13. Januar unmittelbar über der Erde in der Mitte der Länge nach auf eine Strecke von 1 cm etwa aufgespalten worden; er wurde am 6. Februar geerntet. Die Hälften hatten sich nach außen gekrümmt. Im Querschnitt zeigte jede an den Kanten der Wundfläche neben der alten Epidermis einige junge Oberhautzellen, weiter nach der Mitte zu dagegen Kork. Wo das Messer, das von unten nach oben gezogen wurde, den Stengel nicht mehr durchschnitten, sondern ihn nur geritzt hatte, war volle Regeneration eingetreten. Offenbar waren die Kleinheit der Wunde und die reichlich zuströmende Nahrung dem Heilungsprozesse günstig. Während *Phaseolus* Radialwunden, die das Gefäßbündel durchsetzten, nicht ausheilte, regenerierte *Vicia* bei leichten Radialwunden die Epidermis. Die Bedeutung des Leitbündels ergibt sich hieraus.

Wie die regenerierte Epidermis beschaffen war, erkennt man aus Fig. 10 deutlich. Sie gibt ein Teilbild eines Präparates, das einer anderen Versuchspflanze derselben Serie entstammt. Die Cuticula zeigt die eigentümliche Zähnelung der normalen, und ein wohlgebildetes Haar deutet die anatomische Identität des Regenerates mit der Epidermis an.[25])

[25]) Vergl. Solereder, 1899, a. a. O. S. 304 u. Fig. 59A.

Daß dieser Ausgang zu erwarten war, zeigte sich bereits am 23. Januar, also nach 10 Tagen. Dagegen war zwei Tage nach der Operation noch nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob nicht die leise einsetzende Korkbildung die Oberhand gewinnen würde. Man sah nämlich bereits zarte Korkwände in den großlumigen Rindenzellen auftreten. Die Außenzellen am Wundrand hatten sich teilweise stark vorgewölbt, bildeten sogar hier und da blasige Auftreibungen. Dicht daneben fanden sich Gruppen von 3—4 Zellen, deren Außenwand verdickt war und anscheinend schon die Cuticulabildung begonnen hatte. Der Rinde fehlten unter solcher Zellgruppe die Korklamellen. Das würde gut mit dem Befunde nach vollzogener Regeneration übereinstimmen. Auch da schoben sich zwischen die Neubildungen nicht selten kurze Korkpartien ein, ge-

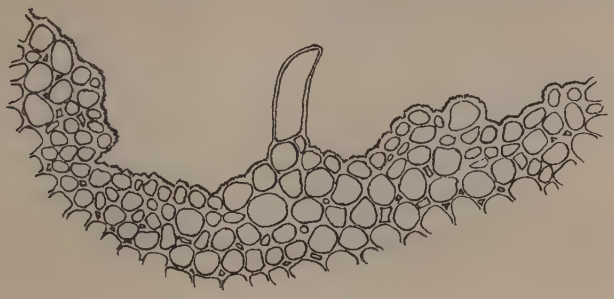

Fig. 10. Vergr. 160.

wöhnlich in der Mitte zwischen zwei Gefäßbündeln. In allen Fällen, in denen Regeneration eintrat, umsäumte eine 3—6 Reihen tiefe Schicht von kleinen protoplasmareichen Zellen die Wundstrecke.

Blattränder hatten mit Epidermiszellen von ähnlicher Gestalt, wie die in Fig. 10 die Verletzung abgeschlossen. Die alten hatten durch Radialteilungen von der Wundkante her sich ein Stück vorgeschoben. Sie waren aber nicht mit der Unterlage verwachsen und hatten auch die innere Tangentialwand cutinisiert. Parallel mit dieser Zunge und unter ihr lag eine neue Epidermis. Namentlich an den Kanten der Ober- und Unterfläche des Blattes zeichneten sich die Hautzellen durch verdickte Wände aus.

Fuchsia.

Zu Versuchen mit *Fuchsia* veranlaßte mich die gelegentliche Beobachtung, daß Blätter, die durch ihre deformierte Umrißlinie auffielen, weil die Hälften der Blattspreite höchst ungleich groß waren, oder weil größere Einschnitte am Blattrand auftraten, offenbar durch Verletzungen diese Abnormität erlangt hatten. Es handelte

sich um Exemplare, die zu physiologischen Experimenten im Praktikum mehrfach benutzt waren, die also leicht Beschädigungen erfahren haben konnten. Nachdem Einschnitte ähnlicher Art am Blattrand, am Blattstiel, Abtragungen der Epidermis, Längsschnitte an Knospen ausgeführt waren, wurden die älteren ausgeheilten Blätter untersucht. Sie sowohl, wie später die operierten Exemplare zeigten starke Neigung zur Regeneration der Epidermis, die teilweise vollständig erreicht wurde.

Was zunächst die Blätter betrifft, deren Epidermis strichweise in Länge von einigen Millimetern abgezogen war, so waren die am Wundrand liegenden Oberhautzellen etwas vergrößert, wie aufgeblasen. Auf dem entblößten Schwammparenchym lagen außen die Reste der eingerissenen und abgestorbenen Zellen, während das Parenchym selbst lebhafte Korkteilung aufwies. Die Streckung erfolgte senkrecht zur Wundfläche, doch wurde die Isodiametrie nicht wesentlich gestört. Von einem Gefäßbündel hatte sich das Leptom stark nach der auf der Unterseite liegenden Baustelle vorgeschoben, so daß es im Querschnitt eiförmig aussah. In der Nähe dieses Leitbündels waren die Außenzellen kleiner und dickwandiger, überall aber war die Außenseite cutinisiert.

Im weiteren Fortschritt begriffen war eine Blattstielwunde. Auch sie lag auf der Unterseite, war demnach dem Leptom des Gefäßbündels zugekehrt. Der Schnitt hatte tiefer gefaßt als in dem oben erwähnten Falle. Die Wunde hatte sich nach innen gekrümmt zu einer Rille; der mittlere Teil war aber wieder vorgewölbt. So wurde die Umrißlinie des Querschnittes doppelt S-förmig. Die angrenzende Epidermis hatte sich, ebenso wie einige Schichten des darunter liegenden Gewebes durch radiale Querwände nach der Wunde vorzuschieben versucht, doch konnten 6—8 Tochterzellen den Schnitt nicht schließen.[26]) Auf der einen Seite hatte sich die Epidermis von der Unterschicht etwas gelöst und war noch etwas weiter vorgewachsen, so daß sie kulissenartig von der Seite über die Wundfläche herübergriff (Fig. 11). Diese Erscheinung erinnert an die Tatsache, daß bei älteren Organen die Epidermis durch rasches Wachstum sich von der Unterlage löst. Nach der Mitte zu folgten nur zwei schmale Zonen, die durch vorgedrängte Parenchymzellen mit radialer Längsachse nach außen abschlossen. Die ganze Mitte, gerade vor dem Gefäßbündel, zeigte fast gänzlich normal ausgebildete Epidermis. Nur eine geringe Unregelmäßigkeit der Größen deutete auf ihre Entstehung hin. Es waren auch

[26]) Vergl. Göbel. Über d. Regeneration d. *Marchantia*. Pringsheims Jahrb. f. w. Bot. 1885. CVI. S. 381.

noch keine Haarbildungen zu sehen. Der Übergang von den gestreckten subepidermoidalen Zellen zu den tangentialen Oberhautzellen erfolgte durch ein bis zwei Schichten von isodiametrischem Charakter. Die Bedeutung des Gefäßbündels bei dieser schönen Regeneration ist wohl zweifellos. Zudem sind ähnlich liegende Fälle bei anderen Arten mehrfach von mir beobachtet worden. Zur Bestätigung dieser Ansicht möge Goebel zitiert werden, der in seiner experimentellen Morphologie (S. 163) sagt: „Es gibt auch, namentlich an Blättern, Stellen, die zwar aus in den Dauerzustand übergegangenen Zellen bestehen, die aber leichter als andere wieder

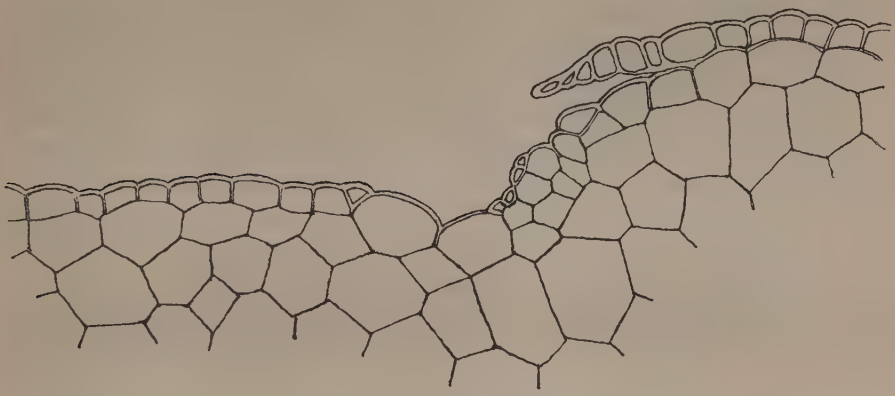

Fig. 11. Vergr. 450.

in den embryonalen Zustand übergehen können; ihre Lage steht in deutlicher Beziehung zu dem Verlauf der Leitungsbahnen im Blatte.“ Ich weise auf die Erscheinungen an *Tilia parvifolia* zum Vergleich hin. Goebel kommt auf Grund seiner Darlegungen zu dem allerdings als Hypothese vorgetragenen Resultat, daß die Regenerationserscheinungen von der normalen Entwickelung nicht prinzipiell verschieden sind. „Wie bei dieser die einzelnen ursprünglich gleichwertigen Zellen durch ihre Beziehungen zu anderen Zellen, namentlich auch die Verschiedenheit des Baumaterials, das sie erhalten, eine verschiedene Ausbildung erfahren, so kommt auch bei der Regeneration in Betracht, daß durch Unterbrechung des Zusammenhanges mit den Verbrauchsstellen, nach denen bestimmte Baumaterialien im normalen Verlauf der Vegetation sich hinbewegen, oder durch Inaktivierung dieser Stellen eine von der normalen abweichenden Stoffverteilung zu stande kommt. Diese veranlaßt sie, vorausgesetzt, daß die betreffenden Zellen resp. Zellkörper reaktionsfähig sind, zu einer Regenerationstätigkeit, deren Resultat dem Baumaterial entspricht.“

Osteospermum moniliferum.

Das aus Kapland stammende Gewächs hat lederartige Blätter, die nur in jugendlichem Stadium flockig behaart sind. Es war demnach von vornherein eine Regeneration dieser Bedeckung nicht zu erwarten. Die verletzten Blätter waren aber normal weitergewachsen, ja sie hatten sich selbst bei Verlust der einen Laminahälfte nicht einmal gekrümmt. Es bedurfte daher besonderer Aufmerksamkeit, um nach $5^1/_2$ Monaten die operierten Stellen ausfindig zu machen. Das ließ auf glatte Regeneration hoffen. Zwar trat sie nur teilweise ein, doch gestattete das gerade einen Einblick in den Werdeprozeß.

Von Interesse war der Querschnitt durch eine Blütenachse. Als die Pflanze geschnitten wurde, konnten Blütenknospen eben erst ihre Entwicklung begonnen haben, denn es vergingen noch Wochen bis zu ihrer Entfaltung. Der Schnitt war also in embryonale Gewebe mit großer Wahrscheinlichkeit hineingegangen. Die Achse des Blütenstandes ist abgerundet dreikantig. Eine dieser Kanten hatte die Operation entfernt samt einem größeren Gefäßbündel, wie aus der ganzen Anordnung dieser Organe geschlossen werden muß. Die Wundstelle erschien naturgemäß im Querschnitt nicht geradlinig, doch genügte diesmal eine Erklärung durch Eintrocknen nicht, denn der Randverlauf bildete eine tief einspringende Bucht, doppelt so lang als breit. Anscheinend waren die im lebhaften Wachstum begriffenen Gewebe gerade rechts und links von der Wunde stark gewachsen, so daß sie diese zurückließen und gleichsam zwischen sich einbetteten. Die so entstehende Rinne gab einen ganz außerordentlich guten Schutz nach außen hin, eine Tatsache, die auch Lopriore hervorhebt. Ferner ist auch an das oben erwähnte Jugendkleid zu erinnern, das zweifellos den Heilungsprozeß unterstützen konnte. Endlich dienten die abgestorbenen Zellen noch mechanisch als Decke.

Es ist für die weitere Betrachtung nötig, darauf hinzuweisen, daß der Schnitt durch Entfernung eines Leitbündels bis in die äußeren Schichten des Markes gegriffen hatte. Das Präparat läßt erkennen, das die tiefste Stelle der Rinne genau zwischen zwei kleineren Mestomsträngen sich befindet.

Den Hauptteil nimmt der Markstrahl ein. An seiner Begrenzung schließt eine dicke, verquollene Zellmasse, die sich in Chlorzinkjod gelbbraun färbt, ihn nach außen hin ab. Einige Zellumina sind noch wahrzunehmen. Die darunter liegenden Zellen sind kleiner als die mehr zentral befindlichen Markzellen, da sie erst kürzlich wohl infolge des traumatischen Reizes sich gebildet haben. Korkwände treten nirgends auf.

Deutlich hebt sich diesem Befunde gegenüber die Zone zwischen den Gefäßbündeln und der Wundperipherie ab. Sie ist gebildet aus einer Schar kleiner kollenchymatischer Zellen, die in der Breite des Mestoms senkrecht auf die verletzte Fläche sich hinziehen. Und hier bedeckt eine verhältnismäßig schön ausgewachsene Epidermis die Oberfläche. Die Behandlung mit Chlorzinkjod zeigt Zellulosereaktion. Scharf unterscheidet man die normale Cuticula und die meist etwas kräftig ausgefallenen Cuticularschichten.

Auf der rechten Hälfte des Präparates ist das Auftreten einer nicht regenerierten Stelle neben dem Kollenchymsaum auffällig. Man versucht vergeblich Kollenchymgewebe darunter. Aber gerade dadurch wird die Vermutung verstärkt, daß die Nähe eines Gefäßbündels und die Verbindung mit ihm durch Kollenchym einen befriedigenden Regenerationsprozeß begünstigen. Die unverdickten Membranstreifen des Kollenchyms erleichtern den osmotischen Stoffverkehr zwischen den einzelnen Zellen, wodurch dann ihre Ernährung, die Zufuhr neuen Baumateriales, in hohem Grade begünstigt wird.[27])

Zu erwähnen ist noch, daß auf der neuen Epidermis Reste der toten Zellen nicht mehr zu entdecken waren. Da aber solche noch auf dem Wulst am Ausgange des Markstrahles lagen, so ist anzunehmen, daß sie abgestoßen sind.

Ich möchte dann die Aufmerksamkeit noch besonders auf den Winkel lenken, in dem die linksseitige Epidermis an die Zellmasse des Markstrahles stößt. Die Cuticula setzt sich anscheinend in sie hinein fort. Es ist wohl nicht zu gewagt, daraufhin und im Hinblick auf das früher Mitgeteilte den weiteren Verlauf der Heilung zu erschließen. Es könnte sich also der Kollenchymring wie bei *Senecio cineraria* schließen, vielleicht noch unterstützt durch ein zwischen den älteren angelegtes Leitbündel, und so die Regeneration vervollständigen. Es fragt sich allerdings, ob nicht inzwischen die Pflanze abgeblüht hat oder ihre Vegetationsperiode überhaupt beendet ist, und endlich ob ein derartiger Kraft- und Stoffaufwand im Interesse des Individuums liegt.

Was endlich das Verhalten des Blattes anbetrifft, dem die eine Laminahälfte genommen worden war, ohne daß die Mittelrippe verwundet wurde, so scheint auch hier eine Heilung und nicht bloß ein Notabschluß möglich zu sein. Ein schmaler Streifen etwa von der Breite des Hauptnerven war stehen geblieben. Im Querschnitt neigten sich die Ober- und Unterfläche der Lamina unter leiser Krümmung gegeneinander. Die Palissadenzellen wurden all-

[27]) Haberlandt. Phys. Anatomie. S. 147.

mählich kürzer, das Schwammgewebe schmäler; die Wundstrecke betrug nur noch $^1/_4$ der Blattdicke.

Auch hier waren die Wände der außen liegenden Zellen stark verquollen. Die letzte lebende Zelle der unteren Epidermis hatte sich regelrecht an die nächste kollenchymartige der Wundstrecke angeschlossen, so daß fast das Bild des Blattrandes entstand. Im ganzen erinnerte der Befund bei dem untersuchten Blatte an den bei der Blütenachse, soweit die Struktur des Blattes nicht die bekannten Abweichungen bedingte. Aus dem Vorkommen von kollenchymartigen Zellen erklärt sich ungezwungen die Tatsache, daß schon dem unbewaffneten Auge nicht die Risse im Wundrand auffielen wie stets, wenn der nicht dehnbare Kork beteiligt ist.

Senecio cineraria.

An dieser mit dichtem Wollfilz bedeckten Pflanze wurde untersucht, ob der physiologisch offenbar höchst bedeutungsvolle Schutzmantel sich auf Wunden wieder bildet. Es muß vorausgeschickt werden, daß die Versuchsobjekte verhältnismäßig langsam wachsen, überdies wenn sie im Kalthaus bei 6—8° C gehalten werden, wie sie es erfordern. Die Schnitte wurden am 10. Januar 1909 gemacht und die Pflanze am ersten Juli desselben Jahres geerntet. Getroffen waren Stengel und Blätter in der unmittelbaren Nähe der Stammspitze. Am Stengel deutete sich die Verletzung durch eine wider Erwarten kleine, braungelbe Stelle in dem weißen Filz an. Der war von den Seiten her etwas über die Wunde gedrängt worden und hatte sie so scheinbar verkleinert. Im übrigen fand sich nur Kork als Abschluß.

Interessantere Bilder boten die Querschnitte durch einen Blattstiel, dicht am basalen Teile. Auch hier ist die Behaarung sehr stark. Der Querschnitt des Stieles ist kahnförmig, flach konkav oben, kräftig konvex unten. Beim Schneiden war die eine Kante des Stieles der Länge nach abgetragen worden. Hier hatte sich ein zartes Korkgerüst seifenschaumartig emporgetürmt, nach dem Innern zu durch einen dicken, gelben Wall verquollener Zellwände begrenzt. Darunter lag Kollenchym, das mit dem gleichen Gewebe unter der unverletzten Epidermis in Verbindung stand, aber nahezu die doppelte Mächtigkeit erreichte und mit einem benachbarten Leitbündel korrespondierte. In diesem Falle hatte somit der Kollenchymring sich wieder vollständig geschlossen, und unverkennbar deutlich trat die Bedeutung des Gefäßstranges hierbei zutage. Wahrscheinlich wird sich aus diesem regenerierten Gewebe eine Epidermis differenzieren.

Verletzte Blattflächen endlich blieben im Wachstum sehr zurück und verkümmerten schließlich. Erst kürzlich ausgebildete Gewebe kommen am meisten für Regenerationsvorgänge in Betracht, wenn sie über reichliche und bequeme Nahrungszufuhr verfügen.

Tradescantia virginica.

Mitte November wurden kräftige Pflanzen von *Tradescantia virginica*, die durch starkes Zurückschneiden der Sommertriebe erhalten worden waren, verwundet, indem mit dem Rasiermesser die tütenförmig zusammengerollten Blätter von ca. 5 cm Länge möglichst parallel zu den Blattadern aufgespalten wurden. Der Schnitt wurde tief hinuntergezogen, um die jüngsten Blätter zu treffen. Es ließen sich natürlich Schrägwunden nicht vermeiden. Einige Exemplare wurden absichtlich rechtwinklig zum Aderverlauf in der Mitte des Blattes und mehr nach der Spitze zu geschnitten. Mitte Dezember erst wurden die Objekte eingesammelt, denn die ungewöhnlich milde Witterung und der geschützte Standort im Garten des Botanischen Institutes der Landwirtschaftlichen Hochschule, inmitten von hohen Gebäuden, erlaubten eine derartige Ausdehnung des Versuches.

Es hatten sich die Wunden in sehr eigentümlicher Weise geschlossen, wenn Gefäße geöffnet worden waren, der Schnitt also schräg oder quer getroffen hatte. Die ganze Länge der bloßgelegten Blattkante war von einem dichten Gerüst aus Raphiden überdeckt, die fast wie ein sehr balkenreicher Dachstuhl eine gewisse Regelmäßigkeit der Anordnung erkennen ließen. Die Konstruktionen zeigten verschiedene Kreuzungswinkel der einzelnen Nadeln, je nach der Art des Schnittes anscheinend. Bei einem sehr schräg geführten lagen sie fast parallel zur Wundkante. Es war klar, daß die Kristallanhäufungen einen recht guten Abschluß gegen die Außenwelt boten. Herr Professor Volkens erwähnte bei Mitteilung dieser Beobachtung die von ihm häufig wahrgenommene Tatsache, daß gerade Tradescantien in den Tropen sehr viel unter Schildkrötenfraß zu leiden hätten. Es würde dann die Nadelbildung einen sehr vorteilhaften Schutz der Blattstummel darstellen, denn sie kann schneller erfolgen als Korkbildung oder gar als der Ersatz der Epidermis. Um festzustellen, ob die Eindickung des Zellsaftes eine Rolle bei dieser Erscheinung spielt, wurden *Tradescantia*-Blätter, die ähnlich geschnitten waren, im feuchten Raume kultiviert. Sie wurden sehr tief abgeschnitten und zwischen große Petrischalen gelegt, deren Boden etwas Leitungswasser bedeckte. Die Exemplare hielten sich über vier Wochen vollständig

frisch. Die Wundstellen waren auf einem schmalen Saum schwach gebräunt und hatten Kork gebildet. Nadeln konnten bei mehrmaliger Untersuchung nicht entdeckt werden. Es scheint sich also obige Vermutung zu bestätigen.

Eine weitere Unterstützung der Ansicht, daß die Nadeln zum Wundverschluß dienen, ist in der eigentümlichen Anordnung derselben bei unregelmäßigen, rissigen Wunden zu finden. In diesem Falle folgen die Raphiden in ihrer Richtung genau dem Randverlauf. Sie bilden Überbrückungen an kleinen Buchten, deren Innenraum sie möglichst ausfüllen und liegen an geradlinigen Stellen flacher. Die biologische Bedeutung ist ziemlich klar. Die Blätter hatten sich unter der Nadeldecke Korklamellen vollständig erspart, d. h. der physiologische Prozeß einer Neubildung von Zellen war unnötig. Die Wunden sahen aus, als ob sie erst einige Stunden und nicht vier Wochen alt seien.

Eine sehr interessante Erscheinung konnte ferner an den Blättern beobachtet werden, deren Wunden von 5—10 cm Länge parallel zu den Adern verliefen und mitten in der Lamina sich befanden. Dort, wo der Spalt aufklaffte, hatten die Blätter sich durch 2—3 Korkschichten verschlossen. Wo aber die Wundränder aufeinander liegen geblieben waren, hatte sich eine Brücke im Mesophyll gebildet, deren Wände etwas dunkler gelb erschienen und der Schwefelsäure länger standhielten als die unverletzten. Merkwürdigerweise waren Reste der angeschnittenen Zellen nicht vorhanden. Diese zeigten sich aber auf den Epidermen, die durch eine Radial-Teilung auf jeder Seite die Wunde zu schließen versucht hatten. Nur wenn die Teile genau aufeinander paßten, war die Verbindung fest.

Für diese Erscheinung lieferte die Kultur in Petrischalen schönere Resultate als die im Freien. Zwar waren die freiliegenden Wundränder verkorkt, wie oben erwähnt, aber die Verwachsungen am Beginn und Ausgang des Schnittes hatten dafür Epidermisbildungen aufzuweisen, die im günstigsten Falle, wenn nämlich die Ränder sich genau gegenüber standen, die Vernarbung ganz dem Auge entzogen. Nur geringfügige, nach außen gedrängte Wundreste und eine kleine Unregelmäßigkeit im Mesophyll dienten als Wegweiser zur Operationsstelle.

Hatten sich dagegen die getrennten Blatthälften verschoben, selbst um die Dicke der Lamina, dann waren Zellbildungen eingetreten, die denen von Miehe[28]) beschriebenen und als Thyllen gedeuteten sehr ähnelten. Von den letzten lebenden Epidermiszellen

[28]) Vergl. Miehe, a. a. O. S. 131 ff.

gingen große, ausgebauchte, auch schlauchartig vorgetriebene Zellen zur Gegenseite der Wunde hinüber, die sehr zartwandig waren und sich mit entgegenkommenden stauchten und verschränkten. Das Mesophyll beteiligte sich an diesen Bildungen gar nicht. In der Flächenansicht erschien die Narbe hellfarbig. Die alten Zelltrümmer waren nach außen geschoben und hatten sich schwach gebräunt.

Diese Ergebnisse ergänzen die Betrachtungen von Miehe insofern, als es sich hier nicht um kleine Wunden handelt von wenigen Zellen, sondern um centimeterlange Schnitte. Ferner habe ich nicht beobachten können, daß die zerrissenen, bald eintrocknenden Zellwandreste dem Vordringen der Epidermiszellen aus physikalischen Gründen großen Widerstand entgegensetzen. Jene Reste wichen nach meinen Ergebnissen stets dem Regenerate aus. Wenn aber Miehe die beiden Prozesse der Thyllenbildung und der Epidermisregeneration für identisch erklärt, so kann ich nur zustimmen, da die Thyllen aus Epidermiszellen hervorgingen. Einen hohen Grad von Feuchtigkeit halte auch ich für unbedingt notwendig.

Allieae (Liliiflorae).

Zu den Regenerationsversuchen schienen sich Zwiebelgewächse aus mehreren Gründen zu eignen. Sie sind leicht anzutreiben, wachsen schnell und vertragen Verwundungen auch größerer Art verhältnismäßig gut.

Benützt wurden Anfang Januar *Allium cepa*, *Allium sativum*, *Hyancinthus candicans*, *Lilium rubrum*, *Amaryllis formosissima*, *Narcissus Tazetta*, die Aracee *Amorphophallus Rivieri*. Die Zwiebeln wurden teils in sogenannten Hyazinthengläsern, teils in flachen Tonschalen, die mit gewaschenem gröberen Kiessand gefüllt waren, angetrieben. Die Schnitte wurden in möglichst verschiedenen Weisen ausgeführt. Größere Zwiebeln wurden zuerst mit einem sehr dünnen, frisch geschärften Messer halbiert, um Quetschungen zu vermeiden. Die dadurch leicht zugänglichen Knospen im Innern konnten nun mit dem hohlgeschliffenen Rasiermesser bequem rechtwinklig zum Halbierungsschnitt verwundet werden. Die Hälften wurden sofort sorgfältig wieder aneinandergelegt, so daß die Außenluft kaum Zutritt hatte, bis die Entwicklung von selbst die Teile auseinandertrieb. Andere Exemplare wurden von oben in der Mitte angestochen, indem die bekannte „Starnadel“ des Präparierbesteckes mit ihrer speerförmigen Spitze senkrecht eingestoßen wurde.

Diese Methode hat zwar den Nachteil, daß der Experimentierende in Ungewißheit bleibt, ob Knospen getroffen sind, aber den

großen Vorteil, daß die Störung des Wachstums gering ist und daß die Außenluft in die sich schnell wieder schließende Öffnung so gut wie gar nicht eindringen kann.

Kleine Zwiebeln wurden mit dem breiten, flachen Messer behandelt oder auch mit dem Skalpell. Leider entwickelten sich einige Arten, so Lilien, Narzissen auch ohne Schnitt so wenig, daß sie ausscheiden mußten. Am stärksten wuchsen *Allium cepa*, *Allium sativum*, *Hyacinthus candicans* und *Amaryllis*, die alle hinter der normalen Länge nicht zurückblieben.

Amorphophallus-Exemplare von 10—12 cm Durchmesser waren in der Mitte des Sprosses getroffen worden und bildeten zwei 3—4 cm lange stark nach innen gekrümmte Blätter, die sich vogelschnabelartig schließlich kreuzten. Adventivsprosse traten dann in großer Zahl auf, doch ohne sich zu entfalten.

Besonders auffallend war bei den Allieae die Neigung zur Fasciation. Die wunderlichsten Krümmungen, Verschlingungen, zeigten sich. In allen Fällen der Verbänderung fand sich die veranlassende Wunde an der Schmalseite des Querschnittes. Nur die Epidermis war entfernt. Hatte der Schnitt tiefer eingegriffen, so war Verkorkung erfolgt und die damit in Zusammenhang stehende Hemmung, die zur Krümmung führte. War die Wunde eng begrenzt, so wurde sie bald von dem schnell wachsenden Stengel emporgetragen; sie kennzeichnete sich für das unbewaffnete Auge als hellbrauner oder weißlicher Fleck von konkaver Oberfläche.

Diese Erfahrung führte zu der weiteren Frage, ob Wunden in dem untersten Teil des Blattes, also an der Stelle lebhaften Wachstums, durch die Epidermis abgeschlossen werden können. Es wurden nun an 2—12 cm langen Blättern zahlreiche Versuche angestellt. Die Schnitte lagen alle parallel zu den Nerven.

Es traten regelmäßig Regenerationen ein, die nach der Art der Wunde variierten. Am besten verlief der Heilungsprozeß, wenn das Blatt nur auf der Oberfläche leicht geritzt war. Eine kleine Ansammlung von Kollenchymzellen kleinerer Art umgab den Schnittwinkel und schützte ihn durch Epidermiszellen mit der für *Allium cepa* charakteristischen protuberanzenreichen Cuticula. Nur in der Größe, sonst in keiner Weise wichen die Regeneratzellen von den normalen ab.[29])

War das Messer ganz durch ein Röhrenblatt hindurchgedrungen, so hatten sich die Wundränder auf beiden Seiten schön geschlossen und waren zusammengewachsen, ehe eine traumatische Krümmung einsetzen konnte. Helle Narbenlinien kündeten die Verletzung an.

[29]) Vergl. Haberlandt, a. a. O. S. 95.

Im Querschnitt sah man, daß das chlorophyllführende Parenchym hier fehlte, und daß eine große Zellücke sich gebildet hatte. Die Markzellen, die durch den Schnitt getrennt worden waren, hatten sich so gut wieder vereinigt, daß bei völliger Abwesenheit von Zellresten, die Wundstrecke oft nur durch Konstruktion von der Peripherie aus ermittelt werden konnte.

Die eben erwähnte Zellücke war in höchst eigentümlicher Weise nach außen abgeschlossen. Die angrenzenden Epidermiszellen hatten sich unter Verschmälerung lebhaft gestreckt, bis sie sich berührten und waren durch starke Verdickung miteinander verschmolzen. Die subepidermalen Zellen waren durch Streckung gleichfalls herangekommen und lieferten spitzwinklig angreifende Streben. Das Blatt hatte unter diesen Umständen scheinbar keine Benachteiligung in Wachstum und Gestalt erfahren.

Wurden ältere Blätter ganz unten verletzt, so fanden sich nach 14—20 Tagen regenerierte Epidermiszellen vor.

Flächenwunden boten sehr wenig Aussicht auf Ersatz der Epidermis. Die subepidermalen Zellen quollen stark an und färbten sich hellgelb; in H_2SO_4 blieben sie ganz erhalten, hatten ihre Wände also wohl cutiniert. Kleinere Wunden dieser Art dagegen verhielten sich wie die beschriebenen Ritzverletzungen, regenerierten also mehr oder weniger gut. Hervorzuheben ist wiederum die Bildung von Kollenchym.

Allium sativum zeigte große Ähnlichkeit mit der vorbeschriebenen Art in ihrem Verhalten.

Hyacinthus candicans regenerierte die Blattwunden nur dann, wenn ein Gefäßbündel in unmittelbarer Nähe lag, und auch dann nicht so gut wie *Allium cepa.*

Amaryllis formosissima hatte die gewöhnliche Blattform durch Verwachsung der Schnitthälften nach erfolgtem Aufspalten wieder erlangt. Im Querschnitt erkannte man an den diametral liegenden Einbuchtungen der Epidermis die Grenzpunkte des Schnittes; dagegen wies das Mesophyll keine Spuren des Eingriffes auf; so gut war die Ausheilung erfolgt. Die freigelegten subepidermalen Zellen hatten ihre Außenwände verdickt und mit Cuticula überkleidet, die Anschluß an die normale hatte. Aber nur junge Blätter von 2—4 mm Breite verhielten sich so. Die älteren bildeten Kork.

Ebenso verkorkten die Wundflächen an *Amorphophallus* stets.

Schlussbemerkungen.

Unter Hinweis auf die in der Einleitung gegebene Fragestellung sei noch einmal hervorgehoben, daß die vorliegende Untersuchung in erster Linie die Regenerationsvorgänge auf verwundetem h o c h -

differenzierten Gewebe verfolgte. Nach Pischinger[30]) fehlt Laubblättern das Regenerationsvermögen. Wie aber meine Berichte über *Quercus*, *Fagus*, *Carya*, *Ulmus*, *Viburnum*, *Tilia* dartun, ist diese Angabe nicht aufrecht zu erhalten.

Dagegen fand ich die Mitteilung Küsters[31]) bestätigt, wonach die Epidermis selbst nur selten in Aktion tritt. Es traten wohl Radialteilungen, nie aber Tangentialwände auf.

Ebenso trifft seine Beschreibung der Erscheinungen bei *Vicia* auch auf meine Ergebnisse größtenteils zu. Großes Volumen, blasig oder schlauchförmig aufgetriebene Außenwände, die, soweit sie mit der Luft in Berührung stehen, die Reaktion verkorkter Häute geben, stellte auch ich fest. Doch gelang es mir außerdem, schöne epidermale Regenerate zu erhalten mit Neubildung eines Haares. Die Vermutung von Pfeffer,[32]) daß partielle Korrelationen gelegentlich dort eine Regeneration unterdrücken, wo die Bedingungen für sie günstig zu sein scheinen, kommt wohl der Wahrheit nahe. Simon[33]) dagegen fand, daß starkes Wachstum benachbarter Wurzeln die Regeneration an der Wundstelle nicht beeinflußt. An oberirdischen Pflanzenteilen entzog, wie ich feststellte, starke Streckung von Nebensprossen dem verwundeten meist so viel Nahrung, daß er einging. Da nach Haberlandt[34]) Wurzel- und Stammepidermis physiologisch nicht identisch sind, so ist schon deshalb ein abweichendes Verhalten dieser Gewebe bei Verwundungen zu erwarten.

Die Frage, ob schnelles Wachstum die Korkbildung unterdrückt, ist anscheinend dahin zu beantworten, daß diese wohl gehemmt werden kann, in vielen Fällen aber das Wachstum, auch wenn sonst alle Bedingungen dafür vorhanden sind, durch den zähen Kork gestört wird, und daher Verkrümmungen eintreten.

Vor allem ist aber die Wichtigkeit der Nähe von Gefäßbündeln und der Bildung von Kollenchym zu betonen. Die Umdifferenzierung von Grundgewebe ist sehr oft entscheidend für den guten Verlauf der Ausheilung, wie u. a. die Versuche mit Waldbäumen beweisen.

Wenn auch nach meinen Beobachtungen nur jüngere Pflanzenteile zu regenerieren vermochten, so kann ich doch nicht der Auffassung von Moszkowski[35]) in seiner Ausgabe von Morgan,

[30]) Pischinger. Üb. B. u. Reg. d. Assim. App. bei Strept. Wien. Akad. 1902.

[31]) Küster, a. a. O. 19. 162. 296.

[32]) Pfeffer. Pflanzenphys. 1904. II. S. 208.

[33]) Simon. Unters. über d. Regeneration der Wurzelspitze. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. 40. 1904. S. 103.

[34]) Haberlandt, a. a. O. S. 94.

[35]) Morgan. Regeneration 1901. New-York. Deutsch bearb. v. Moszkowski, Leipzig 1907.

Regeneration, unbedingt beipflichten, daß Regeneration nur da erfolgen kann, wo embryonales oder meristematisches Gewebe vorhanden ist. Als ich die Knospen von *Quercus*, *Tilia* und ihren Verwandten verwundete, waren die Blattanlagen schon so weit entwickelt, daß nur Umbildungen zum Ersatz der Epidermis führen konnten.

Eine besondere Beachtung verdienen in dieser Arbeit die Versuche von Voechting über „Transplantation am Pflanzenkörper" und „Zur experimentellen Anatomie und Pathologie." In der ersten Arbeit verweise ich auf Tafel VIII, Figur 19. An *Tradescantia* beobachtete ich ganz ähnliche Tatsachen, wie sie dort an *Beta vulgaris* geschildert werden.

Die in der zweiten Abhandlung beschriebenen Versuche an Kohlrabi stellte ich gleichfalls an, soweit sie für die Epidermis in Betracht kommen, doch erhielt ich nur auf Blattstielwunden neues Hautgewebe. Die Knollen bildeten Kork, ohne daß nach ca. zwei Monaten die tangentialen Teilungen erloschen oder eine Cuticula erschien. Wahrscheinlich waren meine Exemplare schon zu weit entwickelt. Voechting gibt an, daß die inneren Tangentialwände der neuen Epidermis kollenchymatisch gebaut sind. Tafel X, Figur 8 zeigt unregelmäßiges Leimgewebe. Über ihm bilden sich keine Spaltöffnungen, sondern nur über chlorophyllführendem Parenchym. Überhaupt fand Voechting keine oder nur wenige Spaltöffnungen. Ich kann mich diesen Angaben nur anschließen.

Zum Vergleich mit den Verwachsungen bei den Monokotyledonen zitiere ich noch Peters[36]), der mitteilt, daß an den durch eine geringe Verschiebung gebildeten Wundkanten von *Polygonum cuspidatum* die Epidermis vollkommen regenerierte. Ferner sind auch Fig. 4 und 5 der Arbeit von Blackman und Matthaei[37]) heranzuziehen.

Kny[38]) beobachtete bei *Helianthus annuus* eine so vollständige Regeneration der Epidermis, daß selbst Haare in gleicher Form und Häufigkeit auftraten, wie an der intakt gebliebenen konvexen Außenseite des Stieles. Ähnliche Resultate verzeichnet Lopriore. Unmittelbar auf der ehemaligen Wundfläche fand ich Haare nur bei *Vicia* und *Ulmus*. Vielleicht ist die Versuchsdauer meist zu beschränkt gewesen, vielleicht auch verhinderte die Verdickung der Außenwände eine Haarregeneration.

---

[36]) Peters, a. a. O. S. 126, 130.

[37]) Blackman and Matthaei. On the Reaction of Leaves to Traumatic Stimulation. Ann of Bot. 1901. Vol. XV. S. 533.

[38]) Kny, a. a. O. Fig. 3.

Ergebnisse.

1. Die Regenerationsfähigkeit der Epidermis ist eine weit verbreitete Erscheinung. Haare und Spaltöffnungen dagegen zeigen sich nur in einzelnen Fällen.

2. Epidermisregeneration ist in der vorliegenden Arbeit festgestellt für *Quercus*, *Ulmus*, *Populus*, *Carya*, *Viburnum*, *Abies*, *Tilia*, *Vicia*, *Fuchsia*, *Osteospermum*, *Allium*.

3. Von wesentlicher Bedeutung ist in den meisten Fällen die Nähe eines Baumaterial liefernden Gefäßbündels.

4. Die Herstellung eines kollenchymatischen Zuführungsgewebes im Sinne Haberlandts begünstigt die Regeneration.

5. Die der Wunde benachbarten Epidermiszellen verhalten sich meist passiv.

6. Bleiben die Wundränder nebeneinander liegen, so schließt sich der Spalt durch einige Radialteilungen der Epidermis und darauffolgende Verwachsung. (*Tradescantia*, *Allium*, *Ulmus*, *Hyacinthus*.

7. Schnelles Längenwachstum verhindert nicht unbedingt die Korkbildung, hemmt sie aber oft.

8. Der Grad der Transpiration zur Zeit der Wundheilung entscheidet über deren Verlauf.

9. Von gleicher Wichtigkeit sind Form und Lage der Wunde.

10. Auch hochdifferenzierte Organe vermögen anfangs noch zu regenerieren.

11. *Tradescantia* ist imstande, durch Raphidenbedeckung physiologisch die Epidermis zu ersetzen.

12. Bedeckung der Wunde mit Olivenöl begünstigt die Neubildungen von Hautgewebe bei *Vicia*.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Regierungsrat Professor Dr. L. Kny, dem Direkter des Pflanzenphysiologischen Institutes und den beiden Assistenten, Herrn Professor Dr. W. Magnus und Herrn Dr. W. Wächter für die vielfachen Anregungen und die stete Anteilnahme an dieser Arbeit meinen wärmsten Dank auszusprechen, ist mir ein tiefgefühltes Bedürfnis.

Herrn Geheimen Oberregierungsrat Professor Dr. Engler, dem Direktor des Botanischen Gartens zu Dahlem, möchte ich auch an dieser Stelle meine große Dankbarkeit bezeugen für die gütige Erlaubnis, im Freilande wie in den Kalthäusern Versuche vorzunehmen.

Lebenslauf.

Paul Kassner, evangelischer Konfession, geboren am 22. Mai 1875 zu Berlin, besuchte die Döbbelin'sche Knabenschule, dann das Königl. Friedrich-Wilhelms-Gymnasium zu Berlin bis zur Reife für Obersekunda. Nachdem er in Oranienburg zum Lehrer ausgebildet worden war, legte er die vorgeschriebenen Prüfungen, sowie die für Lehrer an Mittelschulen und das Rektorat ab. Während dieser Zeit war er als Lehrer tätig an einer Volksschule, Präparanden-Anstalt und dem Seminar in Altdöbern, seit 1905 am Königl. Seminar für Stadtschullehrer in Berlin. Im März 1908 bestand er als Extraneer die Reifeprüfung am Königl. Luisen-Gymnasium zu Berlin. Schon vorher hatte er sich dem Studium der Naturwissenschaften an der Königl. Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin gewidmet. Die Promotionsprüfung bestand er am 16. Dezember 1909.

Er besuchte die Vorlesungen und Kurse der Herren Dozenten: Belowsky, von Bezold, Brauer, Claußen, Dessoir, Engler, Fock, Foerster, Hertwig, van 't Hoff, Kirchner, Kny, Lasson, R. Meyer, Möbius, Nernst, Pinner, Plate, Potonié, Riehl, F. E. Schulze, Schwendener, Slaby, Sorauer, Stumpf, H. Virchow, Volkens, Wahnschaffe.

Allen diesen Herren, insbesondere den Herren Geheimen Regierungsräten Professoren Dr. Kny und Dr. Sorauer fühlt er sich zu warmem Dank verpflichtet.